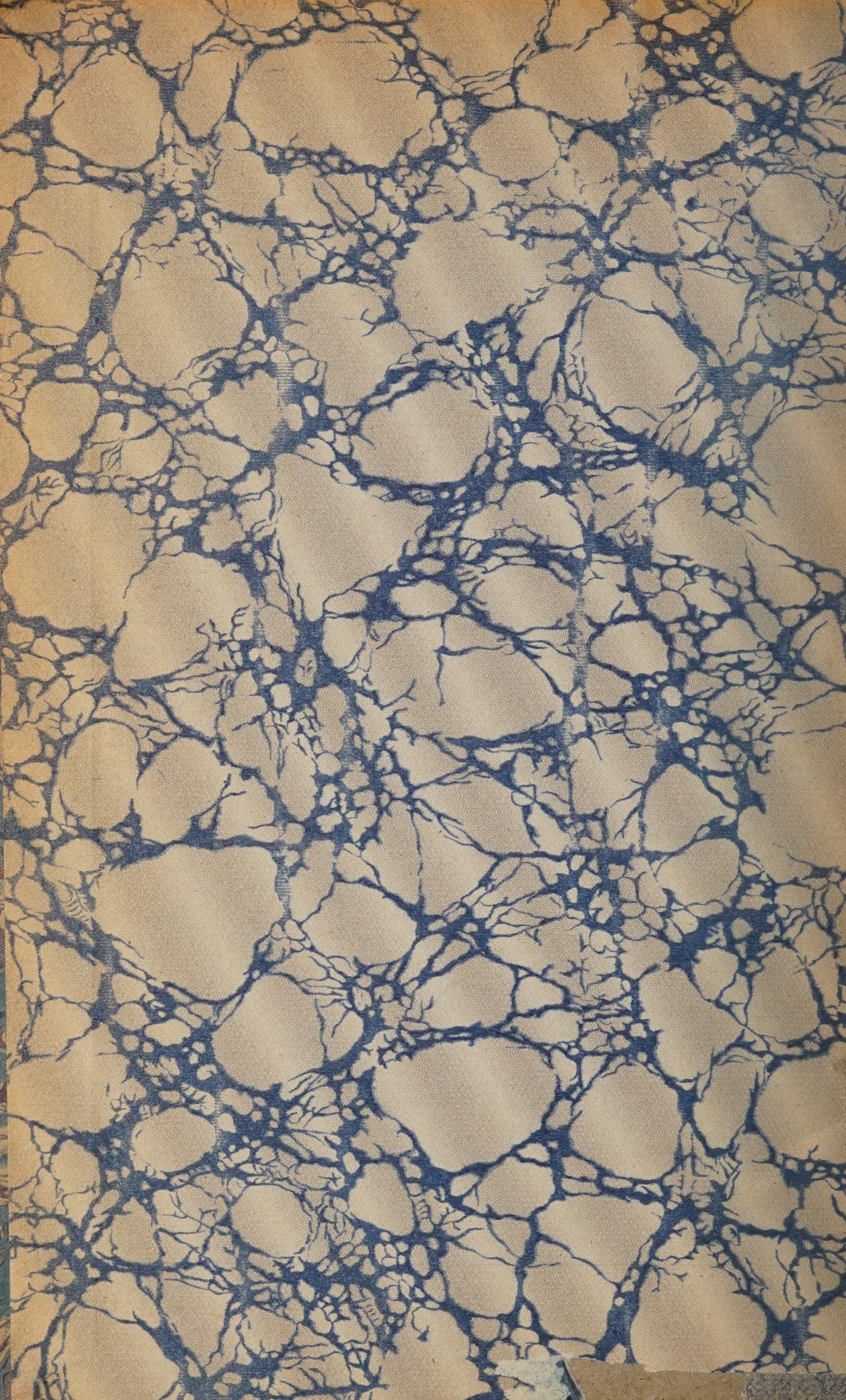
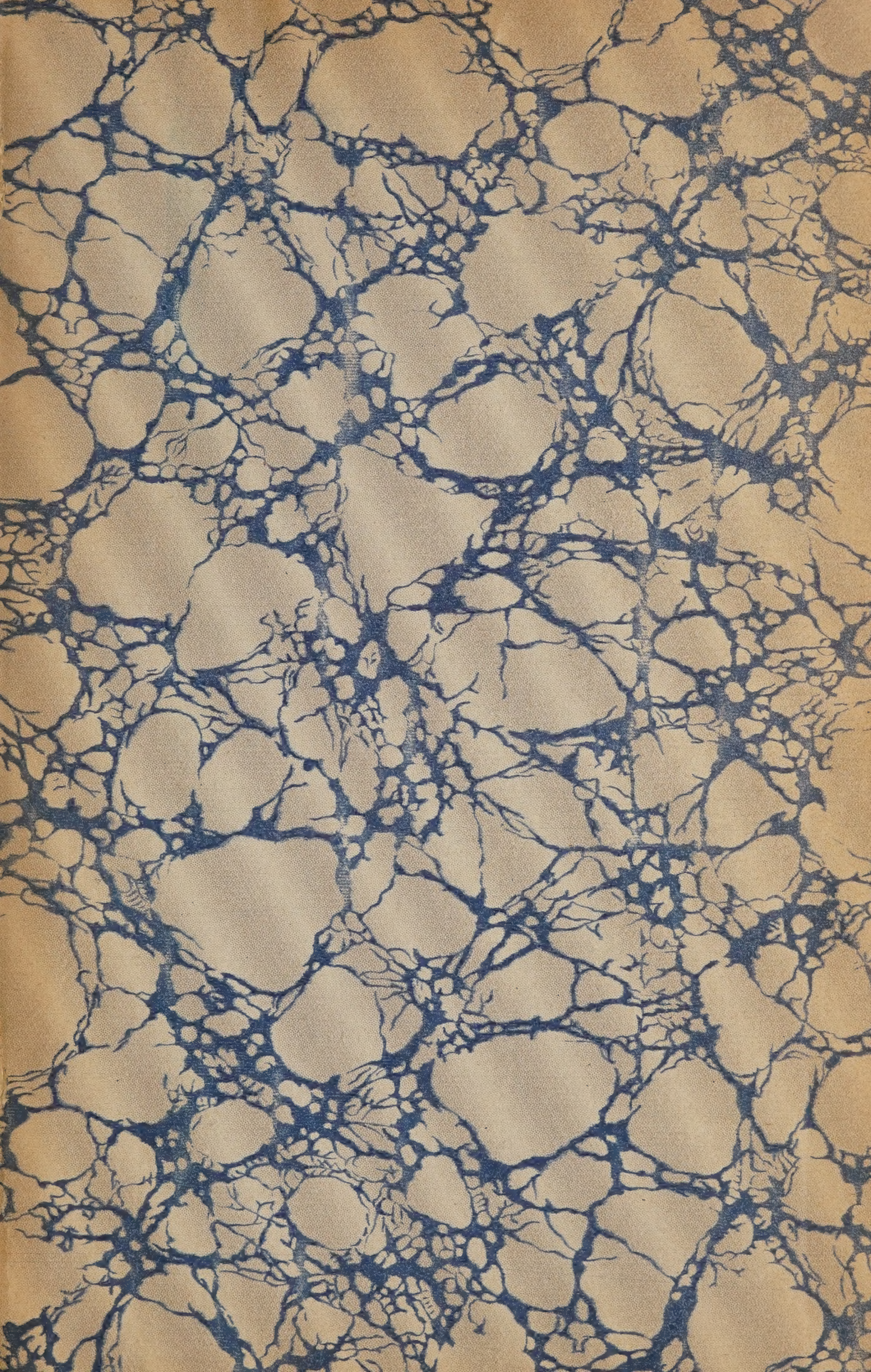




TRAITÉ

DE

CYTOLOGIE VÉGÉTALE

PAR

A. GUILLIERMOND
Professeur à la Sorbonne

G. MANGENOT
Maître de Conférences
à la Faculté des Sciences de Rennes

L. PLANTEFOL
Sous-Directeur de Laboratoire au Collège de France

PARIS
LIBRAIRIE E. LE FRANÇOIS
91, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1933

TRAITÉ

DE

CYTOLOGIE VÉGÉTALE

Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/traitdecytologie00guil

Bot
G

TRAITÉ
DE
CYTOLOGIE VÉGÉTALE

PAR

A. GUILLIERMOND
Professeur à la Sorbonne

G. MANGENOT
Maître de Conférences
à la Faculté des Sciences de Rennes

L. PLANTEFOL
Sous-Directeur de Laboratoire au Collège de France

182607
11. 2. 33

PARIS
LIBRAIRIE E. LE FRANÇOIS
91, BOULEVARD SAINT-GERMAIN
—
1933

1277

Tous droits de reproduction, de traduction et d'adaptation
réservés pour tous pays.

—

Copyright 1932 by Le François.
Printed in France.

PRÉFACE

La Cytologie végétale a réalisé, dans ces dernières années, de très grands progrès : elle est aujourd'hui très en avance sur la Cytologie animale. De tout temps, d'ailleurs, l'étude de la cellule végétale a précédé celle de la cellule animale. Il ne faut pas oublier, en effet, que c'est dans les organes végétaux que Robert Hooke a découvert la cellule et que ce sont les recherches effectuées ensuite, sur les tissus végétaux, par Mirbel, Dutrochet, Turpin, Meyen et Schleiden, qui ont eu la part la plus importante dans l'édification de la théorie cellulaire. La plupart des découvertes ultérieures relatives à la structure et au fonctionnement de la cellule sont dues à des botanistes. C'est dans des cellules végétales que Robert Brown a découvert le noyau ; c'est encore dans des cellules végétales que Strasburger a pu réaliser la première observation vitale sur la caryocinèse et que William Schimper a mis en évidence les plastes, ces organites si importants par le rôle qu'ils jouent dans la photosynthèse et que l'on a reconnus, depuis, avoir d'étroites affinités avec les chondriosomes découverts plus tard dans les cellules animales. C'est encore dans les Végétaux que H. de Vries a fait connaître, pour la première fois, le rôle des phénomènes osmotiques dans la vie cellulaire.

On ne saurait méconnaître, d'autre part, le rôle important qu'ont eu, dans ces dernières années, les travaux effectués sur les cellules végétales dans la connaissance de la constitution morphologique du cytoplasma : ce sont ces travaux qui ont le mieux fait connaître les chondriosomes ; ce sont eux aussi qui, par l'emploi des colorants vitaux, ont conduit à découvrir les formes de jeunesse des vacuoles et à saisir pleinement l'importance du système vacuolaire, qui ont permis de comprendre la signification des éléments jusqu'alors énigmatiques décrits, dans les cellules animales, sous les noms d'*appareils de Golgi* et de *Holmgren*, et ont jeté une lumière nouvelle sur les phénomènes sécrétoires.

Ce n'est pas tout : l'un des problèmes qui préoccupent le plus, actuellement et à juste titre, les cytologistes est celui de l'Hérédité. Or, les Végétaux sont plus favorables à l'étude de la variation de l'espèce et de l'hybridation que les Animaux. C'est chez les Végétaux que Naudin et Mendel ont découvert la loi qui préside à l'hybridation. C'est encore l'étude des Végétaux qui a permis à Alexis Jordan de démontrer l'existence des espèces élémentaires et a conduit H. de Vries à mettre en évidence

les phénomènes si curieux de mutation. Or, depuis quelques années, une série de recherches d'ordre expérimental se poursuivent sur l'hybridation et la mutation chez les Végétaux dans le but de vérifier la théorie chromosomique de l'Hérédité. S'il semble légitime de penser, avec certains biologistes, que l'on exagère parfois dans les hypothèses purement morphologiques par lesquelles on a cherché l'énigme des phénomènes si complexes de l'Hérédité, on est obligé de reconnaître que ces travaux ont démontré que toute variation dans le nombre des chromosomes est accompagnée de modifications appréciables dans les caractères morphologiques de l'espèce et, par là, ont apporté les plus sérieux indices en faveur d'un rôle des chromosomes dans la morphogenèse. On doit convenir également que la théorie chromosomique est la seule hypothèse qui permette d'interpréter la loi de MENDEL.

La cellule végétale offre, pour l'étude de sa constitution morphologique, des avantages incontestables sur la cellule animale. Elle se prête beaucoup plus facilement à l'observation vitale et permet de contrôler tout ce que l'on obtient par la méthode des colorations après fixation. Il existe des cellules volumineuses, de 200 μ de long sur 60 de large, comme les cellules épidermiques de certaines Monocotylédones, qui permettent d'observer sur le vivant, avec la plus grande netteté, tous les détails de leur structure. Certains organes, comme les bractées membraneuses qui enveloppent les fleurs d'*Iris*, sont particulièrement favorables, parce que, grâce à leur extrême minceur, on peut observer leurs cellules, sans aucune manipulation, par simple transparence et que, d'autre part, la cuticule qui les protège extérieurement les préserve de toute altération pendant l'observation. Il en est de même des feuilles d'*Elodea canadensis* qui ont, en outre, l'avantage d'être adaptées à la vie aquatique, et du thalle des Saprolégniacées, qu'il est facile d'observer dans son milieu de culture, en chambre humide, sans le moindre risque d'altération. A cet avantage incontestable s'ajoute le fait important que les Végétaux peuvent être cultivés à l'état de pureté dans des milieux synthétiques et, par là, se prêtent à toutes sortes d'expériences qu'il est difficile de réaliser avec des Animaux. On comprend donc que l'analyse morphologique de la cellule ait pu être poussée beaucoup plus loin dans des objets végétaux que chez les Animaux.

Malgré les progrès, rapides et si évidents, qu'elles ont réalisés dans ces dernières années, les méthodes cytologiques ont été l'objet d'attaques très vives. On leur reproche d'avoir, comme point de départ, une technique défectueuse, celle des fixations et, non seulement on conteste leurs résultats, mais on va jusqu'à méconnaître leur utilité, objectant qu'elles se bornent à constater des faits morphologiques, d'ailleurs très incertains, et à construire, sur ces données, des interprétations physiologiques qui échappent à toute démonstration. Les progrès de la chimie physique ont, d'ailleurs, contribué à accentuer ce scepticisme, en faisant entrevoir que les phénomènes les plus importants de la vie cellulaire s'effectuent entre les micelles du complexe colloïdal qui constitue le protoplasme et échappent, par conséquent, à toutes les investigations des cytologistes.

Rien n'est cependant plus injustifié que ces critiques. S'il est vrai que les méthodes de coloration après fixation provoquent inévitablement d'importantes modifications dans la structure de la cellule en coagulant son protoplasma, il n'en est pas moins certain que ces techniques ont rendu de très grands services et que c'est à elles que l'on doit la plupart des découvertes de la Cytologie. Mais ces méthodes n'ont de valeur, et ne peuvent conduire à une démonstration, qu'autant qu'elles ont reçu le contrôle de l'observation vitale et c'est précisément en quoi la Cytologie végétale est précieuse, parce que, presque toujours, elle permet le contrôle vital, beaucoup plus difficilement réalisable dans les cellules animales. L'observation comparative de la cellule fixée et colorée et de la cellule vivante a permis, depuis longtemps, de s'assurer que les fixateurs conservent parfaitement les chromosomes et l'ensemble des figures de la caryocinèse. Elle a permis, en outre, dans ces dernières années, de préciser l'action des divers fixateurs sur les différents éléments constitutifs du cytoplasma et de constater que certains fixateurs se bornent à produire des images de coagulation du cytoplasme lui-même, d'ailleurs très fines, et conservent aussi fidèlement que possible les éléments figurés qu'il renferme (chondriosomes, plastes, vacuoles).

Mais ces méthodes de fixation, contrôlées par l'observation vitale, avec ou sans colorants vitaux, ne suffisent pas. Il est nécessaire aussi, afin de chercher à connaître leurs rôles respectifs, d'étudier l'évolution de tous les éléments figurés de la cellule au cours du développement et dans les cellules végétales ou animales les plus diverses.

Ici se fait sentir la nécessité d'une Cytologie générale et comparée, car certaines espèces de cellules peuvent présenter des phénomènes plus nets que les autres et nous fournir des renseignements intéressants, alors qu'une étude particulière risque de nous conduire à des généralisations hâtives et erronées. On devra, en outre, afin de caractériser ces éléments, procéder, pour chacun d'eux à ce que l'on appelle l'*analyse histochimique*, c'est-à-dire étudier leur comportement vis-à-vis des réactifs chimiques les plus divers ainsi que des fixateurs et des colorants, afin de rechercher leur constitution chimique ou, à défaut, de pouvoir les caractériser. Cette analyse, si empirique soit-elle, n'en est pas moins précieuse, car elle donne des documents indispensables. Elle sera, d'ailleurs, complétée par l'examen des cellules en lumière polarisée et à l'ultramicroscope, ainsi que par divers procédés expérimentaux, tels que la plasmolyse, la centrifugation, etc., et l'invention du microdissecteur nous a donné, dans cette voie, de précieux moyens d'apprécier l'état physique et le degré de viscosité des divers éléments de la cellule. Armé de ces méthodes strictement expérimentales, le cytologiste peut arriver à des preuves. Il peut se faire une idée exacte des divers constituants morphologiques de la cellule végétale, et ce problème qui, il y a une quinzaine d'années, était encore si obscur, est aujourd'hui à peu près définitivement résolu.

Quant à la raison d'être de la Cytologie, elle ne saurait être mise en cause. La Cytologie a apporté une base à nos connaissances actuelles sur la sexua-

lité et, par là, a permis de réaliser de grands progrès dans la connaissance du développement des Etres vivants et même dans la Taxinomie. Elle exerce actuellement un rôle considérable dans la Génétique. Mais, outre ce rôle, qui est trop évident pour que nous insistions, il est permis d'espérer que les connaissances nouvellement acquises sur la constitution morphologique de la cellule permettront un jour d'éclairer beaucoup la Physiologie cellulaire restée, jusqu'ici, à l'état embryonnaire.

Il est certain que les procédés employés jusqu'ici par les cytologistes dans l'étude morphologique et microchimique de la cellule, tout en apportant d'indispensables matériaux pour la connaissance de la Physiologie cellulaire, ne permettront jamais de comprendre le mécanisme de la vie. De ce côté, les espérances conçues à l'origine de la Cytologie ont été déçues. Il faut pousser plus loin l'analyse du protoplasma, pénétrer jusque dans sa constitution physico-chimique. Il y a, de ce côté, une voie encore inexplorée qui nous ouvre les plus grandes espérances; mais les biologistes qui ont cherché jusqu'ici à appliquer les données de la Chimie physique à la cellule ont eu le grand tort de se tenir à l'écart des travaux des cytologistes et de construire des hypothèses, *a priori*, sans tenir compte de la morphologie de la cellule ; le plus souvent, leurs hypothèses ne cadrent pas avec les faits, pourtant solidement établis par les cytologistes, et ceux-ci n'ont malheureusement pas actuellement l'éducation nécessaire pour interpréter eux-mêmes, du point de vue physiologique, ce qu'ils observent au cours de leurs recherches. Tous les progrès de ce côté dépendront d'une liaison aussi étroite que possible entre les méthodes des cytologistes et celles des physico-chimistes. Il faut donc souhaiter, avec Friedl Weber, que le cytologiste de l'avenir, « physicien et chimiste tout à la fois, cherche à trouver la solution du problème de la structure cellulaire à l'aide des méthodes de la Chimie des colloïdes »; mais les méthodes cytologiques ayant révélé dans la cellule une structure microscopique extrêmement compliquée, il importe que, tout en étant physicien et chimiste, le cytologiste reste morphologiste.

Les biochimistes, d'autre part, nous renseignent sur la composition chimique globale de la cellule, mais ne nous fournissent aucune donnée sur celle de ses constituants morphologiques. Seuls, les cytologistes, par les méthodes microchimiques, encore rudimentaires, mais destinées sans aucun doute à se perfectionner, peuvent nous apporter des documents sur cette importante question.

Quant aux physiologistes, ils se bornent, le plus souvent, à étudier, d'une façon aussi précise que possible, tout ce qui entre et sort de la cellule ; mais leurs méthodes ne leur permettent pas de se rendre compte de ce qui se passe dans son intérieur, sinon par des hypothèses, fondées sur des dosages aux différentes phases de l'activité des organes. C'est ici qu'intervient la Cytologie qui, par l'étude directe de la cellule, permet de se faire une idée plus exacte de son métabolisme, du moins pour ce qui concerne les produits facilement décelables par l'analyse microscopique. Par là, la Cytologie constitue une aide précieuse pour toutes les investigations du physiologiste qui, selon l'expression de Cl. Bernard, « doit arriver à

expliquer les phénomènes de la vie en se fondant sur la connaissance des propriétés des éléments histologiques ».

Les progrès de la Physiologie cellulaire dépendent donc de l'interaction de la Chimie physique, de la Chimie biologique et de la Cytologie. La connaissance morphologique de la cellule nous apparaît donc comme l'auxiliaire indispensable de la Chimie physique et de la Chimie biologique, et nombreux déjà sont les exemples de questions soulevées par les recherches des physiologistes qui n'ont pu trouver de solution que par les méthodes cytologiques. C'est sur cette base que s'édifie la Physiologie cellulaire restée encore à l'état embryonnaire. Ajoutons que, jusqu'ici, la Cytologie n'a pour ainsi dire pas été appliquée à l'étude de la Pathologie végétale et qu'il y a lieu d'espérer que, dans cette voie,elle pourra fournir d'importants documents.

Sans doute peut-on reprocher à la Cytologie d'avoir eu jusqu'ici des tendances trop morphologiques ; mais, avant d'aborder l'étude du fonctionnement de la cellule, avant d'édifier une Physiologie cellulaire, il fallait s'attacher à connaître l'architecture de la cellule. Or, l'étude de celle-ci a été retardée par des difficultés de technique et ce n'est que dans ces dernières années que l'on a pu arriver à une connaissance très exacte de la morphologie cellulaire. Celle-ci étant définitivement établie maintenant, le champ est ouvert pour l'étude de la constitution physico-chimique de la cellule et de son fonctionnement, et l'on doit espérer désormais que l'orientation physico-chimique et physiologique que subit de plus en plus la Cytologie ne fera que s'accentuer dans l'avenir. Déjà on peut prévoir que la Cytologie, science qui, ne l'oublions pas, a été créée dans le but d'être non seulement la Morphologie, mais encore la Physiologie cellulaire, est destinée à de rapides progrès.

Il nous a paru intéressant de grouper dans ce livre, l'état de nos connaissances actuelles sur la cellule végétale, d'autant plus qu'il n'existe actuellement, en France, aucun livre traitant de ce sujet, en dehors de la *Vie de la Cellule Végétale*, publiée récemment par R. Combes, qui touche plus à la Chimie Végétale qu'à la Cytologie. Contrairement aux tendances de certains traités de Cytologie, américains ou allemands, qui n'entrevoient dans la Cytologie que les problèmes de la morphologie nucléaire et de l'Hérédité, nous ferons une part très large à l'étude du métabolisme cellulaire (1).

Mieux connue que la cellule animale, la cellule végétale, outre qu'elle ouvre par là des horizons toujours nouveaux à la Cytologie animale, présente par elle-même un intérêt considérable parce qu'elle est le siège de cette photosynthèse qui domine toute la Physiologie et dont dérivent tant de produits organiques.

Nous osons espérer que le lecteur de ce livre se convaincra de l'importance de cette science qui a pour but l'étude de ce que Claude Bernard

1. Nous avons étudié d'abord le métabolisme cellulaire lui-même, puis les produits de ce métabolisme. Le premier de ces sujets, constituant le Chapitre X de cet ouvrage, a été rédigé par M. Plantefol.

définit : « l'organite le plus simple pouvant manifester les propriétés des êtres vivants, ou plus simplement, le premier représentant de la vie ». S'il en était ainsi notre but serait atteint.

* * *

Cet ouvrage n'aurait pu être publié sans le concours de M. Le François que nous tenons à remercier ici : nous avons invariablement trouvé en lui un esprit de collaboration auquel il est juste de rendre hommage.

TRAITÉ DE CYTOLOGIE

INTRODUCTION

But de la Cytologie.

Depuis que les perfectionnements du microscope ont permis de reconnaître la structure cellulaire des Etres vivants, toute la Biologie a été dominée par l'étude de la cellule et de son contenu, c'est-à-dire du protoplasma ou matière vivante. C'est à la connaissance de ce dernier que se ramènent, en fin de compte, toutes les recherches des biophysiciens, des biochimistes et des physiologistes. Mais la théorie cellulaire eut pour conséquence la création de deux Sciences sœurs, l'*Histologie* ou *Anatomie générale*, qui s'occupe de la structure élémentaire des organes, c'est-à-dire de l'étude des tissus et de leur fonctionnement, et l'*Embryologie*, dont le but est l'étude du développement de l'œuf et de la morphogenèse des Etres vivants.

Bientôt, les histologistes reconnurent la nécessité de pousser plus loin leur analyse et d'étudier pour elle-même, indépendamment des tissus dont elle fait partie, cette unité morphologique et physiologique que représente la cellule. C'est ainsi qu'une science nouvelle, la *Cytologie*, se détacha de l'Histologie pour se consacrer à l'étude de la structure intime et de la microchimie de la cellule dans leurs rapports avec son fonctionnement. Telle qu'elle fut comprise à son origine, la Cytologie était destinée à embrasser à la fois l'étude morphologique, microchimique et physiologique de la cellule : elle doit donc comporter une *Cytologie morphologique*, ou *Cytomorphologie*, une *Cytochimie* et une *Cytophysiologie* ou *Physiologie cellulaire*.

A ces diverses branches s'est ajoutée, avec les progrès récents de la Chimie physique, une *Cytophysique*. Programme très vaste : par la Physiologie cellulaire, la Cytologie a des liens très étroits avec la *Physiologie générale* qui, telle que l'a conçue Claude Bernard, est l'étude des phénomènes généraux de la vie, communs aux Etres vivants (plantes et Animaux) et se réduit, en somme, à l'étude des propriétés générales de la matière vivante ou protoplasma. D'un autre côté, elle a des attaches profondes avec la *Biologie générale* qui, telle qu'on l'entend aujourd'hui, a pour principal objet les fonctions de reproduction (sexualité) et le problème de l'hérédité. La Cytologie se distingue, cependant, de la Physiologie générale parce qu'elle se réduit à l'étude des rapports des divers constituants

morphologiques de la cellule pendant le fonctionnement de cette dernière et des relations de ceux-ci avec le milieu ambiant. Elle se distingue, d'autre part, de la Biologie générale en ce qu'elle n'aborde que le problème cellulaire de la sexualité et de l'hérédité.

Aussi, dans ce livre, étudierons-nous non seulement la morphologie de la cellule, mais aussi le rôle de ses divers constituants morphologiques : noyau, chondriosomes, plastes, vacuoles, dans leurs rapports avec le fonctionnement de la cellule, le mode de formation et les destinées des produits décelables du métabolisme cellulaire, et l'action des agents physico-chimiques sur les cellules. Nous donnerons également, mais d'une manière très brève, un aperçu de certaines questions telles que l'irritabilité protoplasmique, la perméabilité cellulaire et les phénomènes osmotiques, qui tiennent plus à la Physiologie générale qu'à la Cytologie.

Enfin, nous ferons une large part aux problèmes de la Sexualité et de l'Hérédité.

Histoire de la Cytologie.

Avant de commencer l'exposé des données cytologiques qui font l'objet de ce livre, il est nécessaire de donner un aperçu de l'histoire de la Cytologie, histoire dans laquelle les botanistes et la cellule végétale occupent une place prépondérante.

Découverte de la cellule. — La découverte de la cellule est due au physicien anglais Robert Hooke (1667). Cherchant à découvrir les applications du microscope inventé par les deux hollandais : Hans et Zacharias Jansen (1590) et auquel il venait d'apporter d'importants perfectionnements, ce savant eut l'idée d'observer, sous son microscope, une coupe de liège ; il remarqua que ce tissu était constitué par une grande quantité de petites cavités ou alvéoles ressemblant, dans l'ensemble, à un gâteau de cire d'abeilles. Sans se préoccuper de la signification de cette structure, problème qui n'était pas de sa compétence, R. Hooke se borna à la décrire et à donner à ces alvéoles le nom de cellules (*cella*, petite chambre) ; quelques années plus tard, Nehemia Grew (1671-1679) et Malpighi (1671-1672) soulignèrent l'importance de la découverte de R. Hooke. Ils reconnurent que les divers organes des Végétaux sont constitués par de petites parties élémentaires dont les unes, qu'ils nommèrent *utricules ou vésicules*, sont remplies de liquide et pourvues d'une membrane rigide, et dont les autres sont des tubes allongés que l'on connaît aujourd'hui sous le nom de vaisseaux. Ce n'est que beaucoup plus tard, au début du XIXe siècle, que le célèbre botaniste français, Brisseau-Mirbel, reprenant l'étude, dans les tissus végétaux, des cellules de R. Hooke, leur conserva ce nom qui subsiste depuis. Ce savant considérait la cellule comme une cavité creusée dans une substance fondamentale homogène. Quant aux tubes allongés décrits par Grew, et Malpighi, Mirbel eut le mérite de reconnaître que ce ne sont autre chose que des cellules très allongées. Il admit donc que tous les tissus végétaux

étaient constituées par des cellules et, bien qu'il n'ait pas compris la signification exacte de celles-ci, il contribua cependant, pour une part, à l'édification de la théorie cellulaire.

En 1812, MOLDENHAUER, en faisant macérer des tissus végétaux, réussit à séparer les cellules ; il démontra ainsi que les cellules ont une paroi et que, contrairement à la théorie de MIRBEL, elles ne peuvent être regardées comme des cavités creusées dans une substance homogène.

Théorie cellulaire. — C'est au botaniste français DUTROCHET, que l'on doit l'interprétation exacte de la cellule. Dès 1824, ce savant soutient que tous les tissus végétaux et animaux sont constitués par des cellules : « Tout dérive évidemment de la cellule dans les tissus organiques des Végétaux », écrivait-il en 1824, et, quelques années plus tard, il ajoutait : « Tous les tissus, tous les organes des Animaux ne sont véritablement qu'un tissu cellulaire diversement modifié. »

En même temps (1826), un autre botaniste français, TURPIN, publiait un long mémoire dans lequel il cherchait à démontrer que chacune des vésicules qui constituent un tissu est une individualité distincte, « ayant un centre vital particulier de végétation et de propagation et destiné à former par agglomération l'individu composé de tous les Végétaux dont l'organisation comporte plus d'une vésicule. » De son côté, RASPAIL (1827) exprime des idées analogues.

En 1830, MEYEN confirme, en les précisant, les vues de ces savants. Il admet que les cellules végétales sont isolées (Algues, Champignons) ou réunies en amas constituant un végétal plus complet. Selon lui, chaque cellule se nourrit elle-même et possède une individualité propre. Enfin, pour la première fois, MEYEN montre que les cellules ne sont pas des cavités vides, réduites à leurs membranes, mais renferment dans leur intérieur divers produits tels que des grains de chlorophylle, des grains d'amidon et des cristaux.

On voit donc que la découverte de la cellule est l'œuvre exclusive des botanistes. Cependant, un peu avant les travaux de MIRBEL, WOLF avait reconnu que l'embryon de Poulet était formé de globules et rapprochait cette structure de celle des tissus végétaux. Il avait émis l'hypothèse que les parties jeunes des plantes seraient constituées par une substance gélatineuse qui se rassemblerait en gouttelettes pour se transformer finalement en cellules.

Jusqu'à ce moment, on s'était très peu préoccupé du contenu cellulaire ; aussi les travaux de Robert BROWN commencent, de ce point de vue, une nouvelle étape dans l'histoire de la Cytologie. C'est en 1831 que Robert BROWN découvre le noyau en examinant l'épiderme de diverses Orchidacées et Asclépiadacées. Il constate que chaque cellule possède, dans son intérieur, un suc en circulation incessante et un petit corps rond et réfringent qu'il désigne sous le nom de *noyau* et dont la présence est constante. Il convient cependant d'ajouter que MIRBEL avait déjà figuré, dans les cellules des *Marchantia*, des noyaux, mais il n'avait pas remarqué leur généralité. En

1836, Valentin montre que la conjonctive est constituée par des cellules qui renferment chacune un noyau, à l'intérieur duquel apparaît un autre corps réfringent, tel un second noyau dans le premier, et qui correspond au nucléole.

La découverte du noyau est bientôt suivie des remarquables travaux du zoologiste Dujardin (1835), qui consacre une étude au contenu cellulaire de divers Protozoaires (Foraminifères et Rhizopodes), contenu qu'il considère comme la matière vivante et désigne sous le nom de *sarcode*. Il décrit le sarcode comme une matière glutineuse, diaphane, réfringente, homogène, élastique et contractile, pouvant modifier sa forme et émettre des pseudopodes, servant à la préhension des aliments, description qui, on le voit, correspond tout à fait aux conceptions actuelles.

On peut dire que la théorie cellulaire était déjà édifiée grâce aux travaux des savants français : Dutrochet, Turpin, Raspail et Dujardin, lorsque le botaniste Schleiden et le zoologiste Schwann, auxquels on l'attribue à tort, exposèrent les résultats de leurs recherches. Ces deux savants ont contribué à lui donner une plus grande ampleur et à l'appuyer sur des faits incontestables. Schleiden (1838) démontre, à la suite des savants que nous venons de mentionner, que toute plante est formée d'unités indépendantes dont chacune a sa vie propre, et que la plante entière est la somme des activités individuelles de tous ces éléments. Mais Schleiden va plus loin : il se demande, pour la première fois, comment ces unités élémentaires, qui représentent les cellules, augmentent de nombre pendant la croissance et formule la théorie suivante. Il attribue un rôle important au noyau qu'il désigne sous le nom de *cytoblaste* et le considère comme le générateur de la cellule ; selon lui, dans une substance fondamentale, le *cytoblastème*, apparaîtrait d'abord le nucléole, autour duquel se formerait le *cytoblaste* ; à la surface de celui-ci se différencierait ensuite une membrane qui se détachant de lui et s'en éloignant peu à peu, laisserait un espace vide dans lequel pénètrerait par filtration, le cytoblastème ; — ainsi le cytoblaste et la cellule apparaîtraient dans le cytoblastème comme des cristaux dans une eau-mère.

En même temps, le zoologiste Schwann (1839), condisciple et ami de Schleiden, sous l'impulsion de celui-ci, applique cette théorie aux Animaux, et conçoit, pour la première fois, la notion de la différenciation cellulaire. La théorie cellulaire était désormais définitivement établie.

Etude de la cellule. — A partir de ce moment, sous l'influence des travaux de Dujardin, le contenu cellulaire devient l'objet des préoccupations de la plupart des cytologistes et les études auxquelles il donne lieu aboutissent à reléguer la membrane au second plan et à attribuer une importance prépondérante au contenu de la cellule.

Purkinje (1846), adoptant les idées de Schleiden et de Schwann, substitue au terme de cytoblastème celui de protoplasma. Mohl applique ensuite ce terme au contenu des cellules végétales en le détournant de son sens originel. Les études de ce botaniste, ainsi que celles de Naegeli, con-

cluent à la nature azotée du protoplasma et font connaître, pour la première fois, la présence, dans celui-ci, de poches d'eau ou *vacuoles*. En même temps,d'autres botanistes, tels que Cohn, Thuret et Pringsheim, montrent que les zoospores des Algues sont dépourvues de membrane et douées de mouvement, et établissent l'identité du protoplasma végétal avec le sarcode de Dujardin.

Désormais,les botanistes, aussi bien que les zoologistes,reconnaissent que la substance vivante correspond au protoplasma et que la membrane n'est qu'une sécrétion de ce dernier, sécrétion dont la présence n'est pas générale dans les cellules. En 1856, Leydig définit la cellule comme « une masse de protoplasma » et Max Schulze « un amas de protoplasma doué de propriétés vitales ».

Découverte de la division cellulaire. — Mais, en même temps, à la suite de la théorie de Schleiden et de Schwann, les cytologistes se préoccupèrent de la question de la formation des cellules et les résultats obtenus dans cette voie ne tardèrent pas à confirmer l'opinion émise par ces auteurs relativement à cette question. Mohl, le premier, en 1835, avant que Schleiden et Schwann eussent formulé leur théorie cellulaire, avait démontré, avec l'étude d'un *Cladophora*, que les cellules se divisent. Ce savant étendit ensuite ses résultats aux grains de pollen, aux spores d'*Anthoceros* et aux cellules qui donnent naissance aux stomates. Dès 1841, c'est-à-dire peu de temps après la publication des travaux de Schleiden,Unger contrôle la théorie de cet auteur et démontre que, dans le point végétatif des tiges, les cellules se multiplient par division; Naegeli établit ensuite que la division est le mode le plus général de formation des cellules. Les zoologistes confirmèrent de leur côté,pour les cellules animales,les vues de ces botanistes (Bergman,Siebold, Vogt, Kölliker, Bischoff, Reichert, Coste, Remak) et démontrèrent que l'œuf représente une cellule et que l'embryon résulte de sa segmentation. Virchow put alors généraliser ses résultats par son axiome célèbre « *omnis cellula e cellula* » ; cependant, on admettait encore l'apparition spontanée du noyau dans un blastème pour la formation de l'endosperme et ce n'est qu'en 1879 que Strasburger démontra que les noyaux de ce tissu dérivent d'un noyau préexistant et compléta l'axiome de Virchow en affirmant « *omnis nucleus e nucleo* ».

Découverte de la caryocinèse. — C'est à partir de ce moment que l'introduction en Cytologie de la technique des coupes fixées et colorées a amené à la découverte de la caryocinèse, d'abord dans les cellules animales par Schleicher (1878), puis Flemming (1878) et surtout, peu après, dans les cellules végétales par Strasburger (1879). Cette grande découverte fut bientôt suivie de celle de la réduction chromatique dans les cellules sexuelles des Animaux par Van Beneden (1883), Boveri (1887-1888), Hertwig (1890), Platner (1889) et Flemming (1891) et chez les Végétaux par Guignard (1891), puis par celle de la sphère attractive par Flemming (1875) dans les cellules animales et par E. L. Smith (1886) et Bütschli dans les cellules

végétales. Désormais, le rôle du noyau dans la fécondation et la fixité du nombre des chromosomes, doublement assurée par la caryocinèse typique et par la caryocinèse hétérotypique, étaient définitivement établis. Ces découvertes ont suscité de nombreux travaux sur le noyau qui aboutirent à une connaissance de plus en plus étendue de la sexualité dans les divers groupes de la série animale et de la série végétale, à la découverte de la double fécondation chez les Phanérogames par S. Navachine et par Guignard, et à une connaissance plus précise de l'alternance des générations (sporophyte et gamétophyte) chez les Végétaux, fondée sur l'évolution nucléaire (Strasburger). La découverte de la caryocinèse et de la réduction chromatique a permis à Weissmann d'édifier sa fameuse théorie qui cherche l'explication de tous les phénomènes de l'hérédité dans les chromosomes. Cette théorie eut une influence considérable sur la Biologie générale et en particulier sur la Cytologie. Elle a provoqué un grand nombre de recherches destinées à en vérifier l'exactitude. On s'est attaché à trouver, dans la structure du noyau et dans son mode de division, des détails répondant aux conceptions théoriques de Weissmann. Ces travaux ne donnèrent, pendant longtemps, que des résultats négatifs et les cytologistes durent modifier successivement leurs interprétations pour essayer de mettre d'accord les faits observés avec la théorie. Le problème n'a pas reçu encore de solution définitive. Néanmoins, à la suite d'une série de recherches expérimentales effectuées sur le comportement des chromosomes dans les phénomènes de mutation et d'hybridation, la théorie chromosomique de l'hérédité, a fini par susciter un grand intérêt : il est possible, en effet, que les chromosomes exercent une action importante dans la morphogenèse des Etres vivants. La théorie chromosomique est, d'ailleurs, la seule hypothèse qui permette l'interprétation des lois de Mendel. Néanmoins, on doit convenir que cette théorie dépasse de beaucoup les faits apportés par la Cytologie; l'on n'est pas parvenu, jusqu'à présent, à apporter la preuve cruciale de l'individualité des chromosomes, fait qui paraît nécessaire aux besoins de la théorie; et l'on peut se demander si le rôle incontestable des chromosomes ne serait pas simplement le témoignage de phénomènes plus importants d'ordre physico-chimique. L'hypothèse chromosomique de l'hérédité est féconde; mais on doit se garder d'en faire un dogme qui nuirait au progrès de la Science.

Etude du cytoplasme et du métabolisme cellulaire. — Pendant que se poursuivaient ces recherches sur le noyau, à la suite de la belle découverte de la caryocinèse, d'autres cytologistes orientaient leurs travaux sur le cytoplasma. Dans le domaine de la Cytologie végétale, ces recherches eurent pour résultat l'importante découverte des *plastes* ou *leucites* par W. Schimper et A. Meyer (1881-1886), une connaissance plus approfondie des vacuoles et de leur rôle dans les phénomènes osmotiques des cellules, à la suite des belles recherches de de Vries; mais, par ailleurs, elles restèrent longtemps stériles. La plupart des cytologistes s'efforcèrent de rechercher l'existence, dans le cytoplasma, d'une structure particulière et un très grand nombre de théories, aujourd'hui périmées, furent proposées.

D'autre part, les recherches faites en cytologie animale sur les cellules glandulaires eurent pour résultat de mettre en évidence des formations spéciales, nommées ergastoplasmiques, auxquelles on attacha une grande importance dans les phénomènes sécrétoires et que l'on sait aujourd'hui ne représenter que des artifices de préparations. Ces recherches aboutirent également à la théorie chromidiale, très en vogue pendant quelques années, surtout en Allemagne, et dont il ne subsiste plus rien aujourd'hui. C'est qu'en réalité on ne possédait pas de méthodes permettant de fixer convenablement le cytoplasma, beaucoup plus fragile que le noyau en voie de division.

Constitution physico-chimique du cytoplasme. — Ce n'est que depuis une vingtaine d'années, qui marquent une ère nouvelle dans l'histoire de la Cytologie, qu'on a pu aborder avec succès l'étude du cytoplasma. L'introduction de l'ultramicroscope a permis, en effet, de reconnaître l'état colloïdal du cytoplasme et, dès 1908, les travaux de A. Mayer et Schaeffer ont apporté des notions de la plus haute importance et ouvert des horizons tout nouveaux en démontrant que le cytoplasma est un hydrogel, et que par conséquent, il ne peut se présenter sur le vivant que sous forme d'une substance homogène : à la suite de ces découvertes, il fut reconnu que toutes les théories proposées pour expliquer sa structure sont dénuées de valeur, parce que fondées sur des images de coagulation des colloïdes protoplasmiques obtenues par les fixateurs.

Découverte des constituants morphologiques du cytoplasme. — Presque à la même époque, l'emploi de nouvelles techniques de fixation, coagulant d'une manière moins brutale le cytoplasma et respectant ses lipoïdes, amenèrent à la découverte des chondriosomes dans les cellules animales par Benda, Meves, Regaud, Fauré-Frémiet, éléments qui, bientôt, furent reconnus comme des organites constitutifs du cytoplasma, présents dans toute cellule et visibles sur le vivant. Cette découverte fut suivie de celle des mêmes éléments dans les cellules végétales; il fut ainsi démontré que les leucites ou plastes décrits par W. Schimper et A. Meyer dans les cellules vivantes et qu'on n'avait jamais réussi à conserver sur coupes fixées et colorées, sont en réalité des chondriosomes d'une catégorie spéciale. Dès lors, on put suivre, avec une grande précision, tous les stades de l'évolution des plastes, organites qui jouent un rôle prépondérant dans les phénomènes si importants de la photosynthèse.

Les recherches faites sur les cellules vivantes en vue de contrôler la réalité de ces éléments et l'utilisation des colorants vitaux amenèrent ensuite à une connaissance plus approfondie des vacuoles et de leur contenu. Ces résultats jetèrent une vive lumière sur la structure de la cellule animale en donnant l'explication de figures depuis longtemps observées par des techniques spéciales, mais dont on ignorait la signification, tels que l'appareil de Golgi, et y permirent de mieux comprendre les phénomènes cytologiques de la sécrétion.

La structure de la cellule est désormais bien connue et les travaux des cytologistes tendent de plus en plus à l'étude de la constitution physico-chimique de la cellule, c'est-à-dire vers la Cytophysique et la Cytochimie ; c'est là certainement l'orientation de l'avenir. La nécessité s'impose, désormais, d'une collaboration qui nous fait entrevoir, pour un avenir prochain, de rapides progrès dans cette science qui renferme l'énigme de la vie.

CHAPITRE PREMIER

DONNÉES GÉNÉRALES SUR LA CELLULE

LA CELLULE ET LE PROTOPLASMA

En retraçant l'histoire de la Cytologie, nous avons indiqué que tout organe d'un Animal ou Végétal, est constitué par des cellules. Celles-ci sont de petites masses, généralement arrondies ou polyédriques, parfois de formes très diverses, limitées par une membrane, tantôt extrêmement mince, tantôt très épaisse. Une cellule se compose d'une substance transparente, fluide et visqueuse, constituée principalement par un complexe colloïdal de protéides et de lipoïdes, chimiquement mal connu, et qu'on désigne sous le nom de *protoplasme* ou *cytoplasme*. Au centre de la cellule, ou sur un de ses côtés, existe un organe de forme généralement sphérique, de constitution colloïdale, qui se distingue du cytoplasme par une réfringence plus accusée et qui porte le nom de *noyau*. Cet organe montre dans son intérieur un ou plusieurs corpuscules ronds et assez gros, plus réfringents que le reste du noyau, et nommés *nucléoles*. Le noyau se distingue par sa forte affinité pour les colorants basiques d'aniline qui ne teignent pas, ou très peu, le cytoplasma qui, lui, prend les colorants acides. Il est constitué essentiellement par des nucléoprotéides, c'est-à-dire des protéides riches en phosphore, résultant de la combinaison de protéides simples et d'acides nucléiques. Quant à la membrane qui limite extérieurement la cellule, elle peut n'être qu'une pellicule plus condensée du cytoplasma; mais, souvent, elle résulte d'une sécrétion de celui-ci : sa constitution peut être extrêmement variable, mais, dans les Végétaux, elle est le plus souvent formée d'holosides très condensés.

Certains cytologistes réservent le nom de protoplasma à tout ce qui, dans la cellule, n'appartient pas au noyau. D'autres, au contraire, groupent, sous le nom de protoplasma, tout le contenu cellulaire, y compris le noyau ; ils distinguent la substance nucléaire sous le nom de *nucléoplasme* ou *caryoplasme* et réservent, à tout ce qui n'est pas le noyau, le terme de cytoplasma (Strasburger, Henneguy). Nous nous rallierons à cette dernière nomenclature, en tant qu'elle fait de *protoplasma* le synonyme de *matière vivante*.

Chacune des cellules qui composent l'être vivant est une individualité propre, douée du pouvoir de se diviser, et c'est par la division de ses cellules

que l'être vivant s'accroît. La cellule est donc incapable de se former *de novo* : elle résulte toujours de la division d'une cellule préexistante et les cellules se continuent ainsi en chaînes ininterrompues. Ajoutons que, pendant ce partage cellulaire, le noyau se divise, en même temps que le reste de la cellule, de manière que chacune des cellules- filles renferme son noyau. La cellule nous apparaît donc comme l'unité morphologique et physiologique de tout être vivant.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DU PROTOPLASMA

Définir le protoplasme, c'est définir la vie et, jusqu'à présent, on n'est pas parvenu à trouver une définition satisfaisante de la vie. Pour Huxley, le protoplasma est la base de la vie ; pour Cl. Bernard, c'est l'agent des manifestations vitales de la cellule. Si l'on ne peut définir le protoplasma tout au moins peut-on le caractériser.

Au point de vue chimique, le protoplasme est essentiellement caractérisé par sa constitution protéique. La matière vivante, et elle seule, est, en effet, capable d'élaborer des protéides ; celles-ci, toutefois, sont constituées par les mêmes corps simples qui entrent dans la constitution de la matière minérale : C, O, H, N, S, P. Il n'y a donc pas, à ce point de vue, de différence radicale entre la matière vivante et la matière minérale, si ce n'est par l'extrême complexité des combinaisons dans lesquelles ces corps simples sont engagés. Beaucoup de corps organiques qui entrent dans la composition de la matière vivante ou qui résultent de son activité, tels que les sucres, par exemple, ont pu, d'ailleurs, être obtenus au laboratoire, en dehors de la vie. Le protoplasma est toujours dans un état physique désigné sous le nom d'*état colloïdal* et dont la connaissance, lorsqu'elle sera plus parfaite, permettra de mieux comprendre son fonctionnement ; mais l'état colloïdal est loin d'être exclusivement propre à la matière vivante.

Le protoplasma ne peut donc être caractérisé que par ses fonctions, qui sont les propriétés générales de la matière vivante, magistralement exposées par Cl. Bernard, dans ses leçons sur les phénomènes de vie communs aux Animaux et aux Végétaux. Il suffira de les rappeler brièvement ici.

Il y a d'abord la *nutrition*, qui se réduit à un échange de matière et d'énergie entre le protoplasme et le milieu ambiant. Celle-ci comporte : *l'absorption de l'aliment* ; *l'oxydation par la respiration* d'une partie de cet aliment, ayant pour effet de mettre en liberté l'énergie chimique potentielle accumulée dans celui-ci, de la transformer en énergie chimique actuelle nécessaire à l'accomplissement de toutes les synthèses dont la cellule est le siège, et dont une partie est restituée à l'extérieur sous forme d'énergies calorifique, mécanique, parfois lumineuse et électrique; enfin *l'assimilation*, c'est-à-dire la synthèse, à partir d'une autre partie de l'aliment et, aux dépens de l'énergie chimique libérée par la respiration, de substances protéiques destinées à l'accroissement et à l'entretien du protoplasma.

Ensuite, il y a la nécessité, pour que la vie se manifeste, d'un double conditionnement: d'une part de conditions intrinsèques, c'est-à-dire d'une organisation de la cellule, et, d'autre part, de conditions extrinsèques. La vie n'est pas une activité purement interne, mais c'est encore une réaction au milieu ambiant; et, pour qu'elle se manifeste, il faut une série de conditions physico-chimiques : une certaine quantité d'eau, de chaleur et d'oxygène, une certaine quantité d'aliment, etc... Si ces conditions font défaut, le protoplasme meurt ou passe à l'état de vie ralentie ou latente. C'est pourquoi on a, parfois, considéré le protoplasme comme une matière en quelque sorte inerte, comme la matière brute, et dont l'inertie ne peut être vaincue que si certaines conditions physico-chimiques sont réalisées. C'est cette propriété générale des protoplasmas de réagir aux conditions externes, propriété que nous étudierons plus loin, et qu'on nomme *irritabilité*, que Cl. Bernard a comparé à l'inertie de la matière brute.

Enfin, un autre caractère essentiel de la vie est la *reproduction* ; le protoplasma, comme l'ont démontré Pasteur et Tyndall, dans leurs expériences classiques, ne peut se créer dans les conditions actuelles de notre globe aux dépens de la matière minérale ou de la matière organique inertes ; la génération spontanée n'est pas possible et toute cellule dérive d'une cellule préexistante. Le protoplasma se continue donc en chaîne ininterrompue et on ignore les conditions qui ont amené, à un moment donné, la création de la matière vivante : l'origine de la vie est pleine de mystère et, pour l'expliquer, il faut admettre qu'à l'époque très reculée où la vie a apparu sur la terre, les conditions du milieu ont permis la synthèse de la substance vivante, à moins de supposer, avec Arrhénius et quelques autres savants, que les germes des Etres vivants existant déjà sur d'autres corps célestes ont été apportés à travers les espaces intersidéraux, hypothèse que certaines raisons d'ordre théorique rendent invraisemblable et qui ne fait d'ailleurs que reculer davantage le problème (1).

Au fait de la reproduction, s'ajoute celui qu'une cellule accomplit un *développement* : née de la division d'une cellule mère, elle a donc une naissance, une période de jeunesse, au cours de laquelle, elle s'accroît et se divise, et peut acquérir des propriétés spéciales, se différencier en vue d'une fonction déterminée, enfin une période adulte, pendant laquelle elle cesse de croître et qui se termine par sa mort. Enfin, tout ce développement s'opère, selon des lois déterminées, qui font que les divisions répétées de la cellule aboutissent

1. Certains savants, comme Richter, Helmholtz, lord Kelvin ont soutenu que les premiers germes de la vie auraient été transportés sur la terre par des météorites charbonneux provenant de l'éclatement d'une ancienne planète habitée. Mais une étude approfondie de ces météorites a montré que leur formation a exigé une température incompatible avec la vie. Aussi Arrhénius, dans son livre « *L'évolution du monde* » a-t-il formulé une autre théorie, plus vraisemblable, qui consiste à admettre que les germes auraient pu être entraînés par une curieuse propriété de la lumière, sa pression de radiation, qui serait suffisante pour propulser, avec une assez grande vitesse, des corpuscules plus petits que sa longueur d'onde, tels que les ultramicrobes; mais les expériences de P. Becquerel sur l'action de l'ultra-violet sur des germes desséchés dans le vide à une très basse température, semblent montrer l'impossibilité de cette hypothèse, car les espaces célestes environnant notre planète sont sans cesse traversés par le rayonnement solaire riche en radiations ultra-violettes abiotiques ne permettant pas la survivance de germes.

à un type de cellule déterminé, ayant une *forme spécifique* et des propriétés spéciales.

Les phénomènes qui s'accomplissent dans le protoplasma se réduisent tous à des phénomènes physico-chimiques et peuvent, en grande partie, être réalisés *in vitro*. La matière vivante est donc soumise aux mêmes lois que la matière minérale et, depuis longtemps, on a dû renoncer à la théorie vitaliste qui admettait que la matière vivante était conditionnée par des forces spéciales. La matière vivante n'est donc qu'une forme de la matière. On trouve d'ailleurs des intermédiaires entre la matière minérale et la matière vivante et l'on a rapproché le mode d'accroissement des cristaux, selon des lois déterminées, de celui des cellules ; de plus, certaines propriétés des matières colloïdales inertes rappellent les propriétés de la matière vivante. C'est pour cela qu'il est assez difficile même de caractériser la vie.

« On peut ajouter que le caractère essentiel du protoplasme est d'être vivant et de perdre ses propriétés avec la vie. Le protoplasme qui ne vit plus n'est plus du protoplasme ». (Henneguy). Nous devons le considérer, dans l'état actuel de nos connaissances, malgré sa complexité, comme une sorte de corps chimique dont nous ne pouvons faire la synthèse et dont nous ignorons l'origine.

DISTINCTION ENTRE LE PROTOPLASME VÉGÉTAL ET LE PROTOPLASME ANIMAL

Il nous resterait à établir une distinction entre la cellule végétale, qui fera l'objet de ce livre et la cellule animale. Mais ici encore nous nous trouvons fort embarrassés. Il y a longtemps, en effet, qu'à la suite des recherches de Claude Bernard, on a dû renoncer à la doctrine de la dualité vitale qui admettait une différence essentielle entre les Végétaux et les Animaux et tous les travaux modernes de Physiologie et de Cytologie convergent pour montrer l'identité de structure et de fonction de la cellule animale et de la cellule végétale.

Si le protoplasma des Végétaux verts diffère essentiellement, par son pouvoir photosynthétique, du protoplasme animal, il n'en est pas de même en ce qui concerne le protoplasma des Champignons et de la plupart des Bactéries dans lequel la chlorophylle fait défaut. Du point de vue morphologique, il n'y a aucune différence essentielle entre le protoplasme végétal et le protoplasme animal. Il est vrai qu'on en a cherché une dans la présence de la membrane cellulosique propre seulement aux cellules végétales, mais outre que ce caractère se trouve très fréquemment en défaut, notamment dans beaucoup de Champignons où la cellulose n'existe pas, on connaît des cellules animales dont la membrane a une constitution très voisine de la cellulose. Nous devons donc conclure que toute distinction entre le Règne animal et le Règne végétal est arbitraire et nous est simplement suggérée pour la commodité de notre esprit.

DIVERSITÉS DES PROTOPLASMAS

Ceci ne signifie pas que le protoplasma soit partout identique. Bien au contraire, il existe une infinité de protoplasmas. « Il y en a autant qu'il y a d'Etres vivants, qu'il y a d'individus dans une espèce, qu'il y a de cellules différentes dans un individu. Cette diversité n'apparaît pas au point de vue morphologique, ni physico-chimique, mais se révèle par les propriétés des produits qu'ils élaborent » (HENNEGUY).

Voici un exemple, emprunté à HENNEGUY, qui nous montre, plus que tout autre, à quel point les protoplasmas se distinguent par les produits qu'ils élaborent. « L'amidon extrait des cellules végétales a pour formule $(C^6H^{10}O^5)^n$, mais se présente sous forme de grains de dimensions et d'aspect différant selon les Végétaux. Chauffés avec l'eau, ces grains se gonflent et donnent un empois transparent et visqueux ; la température à laquelle commence le gonflement est variable :

L'amidon de	pomme de terre	se gonfle à	65°
—	froment	se gonfle à	70°
—	maïs	se gonfle à	75°
—	riz	se gonfle à	80°

Le pouvoir rotatoire des grains est attaqué plus ou moins vite par la diastase et les acides; ils bleuissent plus ou moins par l'iode. Les grains, bien que présentant toujours la même composition centésimale, diffèrent donc par leurs propriétés, en rapport avec les divers protoplasmes qui les ont élaborés».

On peut citer beaucoup d'autres exemples. C'est ainsi que la plupart des Levures élaborent, comme produit de réserve hydrocarboné, du glycogène, qu'elles accumulent, notamment, au moment de la sporulation. Or, il existe un groupe spécial de Levures, les *Schizosaccharomycètes*, chez lesquels ce produit fait défaut et se trouve remplacé par une substance voisine, nommée *amyloïde*, qui imprègne les parois des spores. Tous les Champignons, d'autre part, renferment dans leurs vacuoles une substance, d'ailleurs chimiquement mal connue, que l'on désigne sous le nom de métachromatine ; un seul groupe fait exception: c'est celui des Saprolégniacées, dont la plupart des espèces ne possèdent pas ce produit. Les différences dans les produits élaborés par des espèces voisines nous sont révélées aussi par les Amanites. C'est ainsi par exemple, qu'*Amanita phalloides* et *Amanita muscaria* renferment toutes deux une substance extrêmement vénéneuse, qui n'est d'ailleurs pas la même pour les deux espèces, tandis que d'autres Amanites, telles qu'*Amanita Cæsarea*, n'élaborent aucun principe toxique et sont comestibles. De même, le Haricot de Java (*Phaseolus lunatus*) élabore un hétéroside très toxique ; le Haricot vulgaire, espèce suffisamment voisine de la précédente pour que les graines des deux

plantes puissent être confondues, est complètement dépourvu de ce hétéroside.

Les travaux d'Armand GAUTIER ont particulièrement mis en évidence cette notion de *spécificité chimique* des protoplasmas. On sait que les fruits des diverses variétés d'un arbre fruitier diffèrent tous par leur saveur, ce qui indique évidemment une composition chimique différente. Or, en analysant la composition d'un certain nombre de plants de Vigne, A. GAUTIER a reconnu qu'effectivement chacun offre une constitution chimique différente qui se révèle notamment par la nature spéciale de leurs tannoïdes.

La manière dont se comportent les divers êtres vivants vis-à-vis d'un même agent physique ou chimique montre aussi combien la substance vivante de ceux-ci, bien qu'en apparence identique, diffère plus ou moins considérablement. On connaît, par exemple, de nombreuses espèces de Levures, si voisines les unes des autres par leurs caractères morphologiques qu'il est souvent presque impossible de les distinguer. Cependant, si l'on examine leurs propriétés physiologiques, on s'aperçoit que ces espèces se distinguent par ce que l'on appelle les *températures limites* de leur croissance et de leur sporulation, c'est-à-dire celles au-dessous et au-dessus desquelles elles ne peuvent plus bourgeonner ou former des spores. Elles diffèrent aussi les unes des autres par les diastases qu'elles renferment, les unes invertissant le saccharose, les autres ne l'invertissant pas, et, enfin, par l'action de leur zymase vis-à-vis de tel ou tel sucre et la température la plus favorable pour leur fermentation alcoolique. On pourrait trouver des exemples analogues dans les Bactéries. Les poisons qui agissent sur les cellules, soit en précipitant les colloïdes protoplasmiques, soit par d'autres mécanismes peu connus, ont également des effets très variables sur les cellules auxquelles on s'adresse.

Il y a lieu, toutefois, de remarquer que, si chaque espèce présente une individualité chimique, il existe cependant des relations étroites entre les protoplasmas des espèces voisines, relations qui justifient les groupements systématiques : genres et familles. On trouve souvent, en effet, entre les différents représentants d'un même genre ou d'une même famille, une physionomie chimique propre, caractérisée par la présence, dans toutes les espèces qui les composent, soit d'un même corps chimique, soit de corps différents, mais appartenant à un même groupe. C'est ainsi par exemple que toutes les espèces de Laminaires renferment des iodures, que les tannoïdes sont communs à toutes les Rosacées, que les Solanacées produisent toutes des alcaloïdes, les Labiées des essences; et l'on pourrait multiplier ces exemples à l'infini.

Ainsi, les divers protoplasmas montrent entre eux de nombreuses différences qui se révèlent, non seulement par les produits de leur élaboration, mais aussi par la manière dont ils se comportent vis-à-vis des actions extérieures. De plus, on constate, à ce point de vue, des relations intimes entre les espèces qui se ressemblent le plus. On est ainsi conduit à admettre que si les protoplasmas paraissent offrir la même constitution physico-chimique, c'est que nos moyens d'analyse chimique sont insuffisants pour nous per-

mettre de déceler les différences qui les séparent. La Bactériologie nous a fait connaître cependant une réaction dont le mécanisme physico-chimique très complexe nous échappe encore, mais qui nous révèle d'une manière évidente cette notion de spécificité chimique des protoplasmas. C'est la méthode *sérologique*, ou réaction dite *biologique*, que l'on utilise dans le diagnostic des maladies microbiennes. Rappelons que, si l'on injecte dans le sang d'un animal déterminé, des doses croissantes d'une culture d'une Bactérie déterminée, on confère au sérum sanguin de l'animal des propriétés spéciales ; ce sérum acquiert la propriété d'agglutiner les cellules de Bactéries de la même espèce que celles qu'on lui a inoculées, lorsqu'on le met en présence de ces dernières, *in vitro*. Cette propriété nouvelle du sérum résulte de la présence des substances nommées *agglutinines*, sécrétées par l'organisme en réponse à l'inoculation des cellules étrangères. Ces agglutinines sont généralement spécifiques et le sérum d'un animal préparé par des injections d'une Bactérie déterminée n'agglutine que les cellules de celle-ci. Mais, en même temps que les agglutinines, il se forme souvent des *agglutinines de groupes* ou *coagglutinines* qui agissent sur les cellules des Bactéries voisines de l'espèce ayant servi à préparer le sérum agglutinant. Or l'injection au sérum d'un Animal de spores de Champignons ou de fragments de tissus d'un Végétal ou d'un Animal quelconque produit le même effet, sur le sérum, qui acquiert la propriété d'agglutiner ceux-ci ; en même temps ce sérum renferme des coagglutinines qui agglutinent les cellules des espèces voisines (spores de Champignons ou fragments de tissus Végétaux ou Animaux). Cette réaction sérique est suffisamment caractéristique pour que l'on ait cherché à l'appliquer à l'étude des affinités pouvant exister entre les divers groupes systématiques. C'est ainsi que Mez et ses collaborateurs ont pu réviser la classification de la plupart des familles de Végétaux. Bien qu'on ignore encore le mécanisme de ces phénomènes, il semble bien qu'ils traduisent une réaction des protéides spécifiques du Végétal, qui constituent son protoplasma, sur celles du sérum de l'animal. Ceci nous montre que chaque protoplasma est caractérisé, non seulement par les produits de son élaboration et son comportement vis-à-vis des actions physico-chimiques extérieures, mais est encore susceptible d'engendrer dans un sérum des agglutinines spécifiques. Cela confirme, en outre, le fait que, parmi les nombreuses variétés de protoplasmas, il existe des parentés correspondant plus ou moins aux caractères morphologiques et qui se révèlent, d'une manière évidente, par le fait que les espèces les plus voisines provoquent dans le sérum sanguin des coagglutinines agissant indifféremment sur l'une quelconque d'entre elles.

La spécificité protoplasmique se révèle donc non seulement par la différence des produits élaborés par les divers protoplasmas et la manière dont ces derniers se comportent vis-à-vis des conditions externes, mais aussi par des caractères plus profonds, par des réactions qui tiennent à la constitution même de ceux-ci. Cette spécificité s'explique, d'ailleurs, si l'on considère que les divers protéides, qui sont les constituants fondamentaux du protoplasma, peuvent différer l'un de l'autre par la nature des

animo-acides et par l'ordre dans lequel sont unis ces corps dans l'énorme molécule protéique. Or, les composés répondant à la définition des acides aminés sont multiples et la molécule protéique est, comme nous le verrons plus loin, un agrégat d'un nombre toujours assez grand des molécules de ces substances avec, le plus souvent, des molécules de composés différents: acides nucléiques, par exemple, corps également très variés et très complexes. Le nombre des protéides peut donc être incalculable et il est permis de concevoir qu'il existe autant de ces substances différentes qu'il existe d'espèces d'êtres vivants. C'est pourquoi HENNEGUY, dans son livre « *La vie cellulaire* » conclut de la manière suivante: « La chimie organique nous apprend que certains corps de composition chimique absolument semblable peuvent présenter des caractères chimiques absolument différents ; on les a désignés sous le nom d'*isomères*, et l'on admet aujourd'hui que la diversité de leurs propriétés tient à une diversité correspondante du groupement de leurs atomes dont le nombre et la proportion relative sont les mêmes. Peut-être en est-il ainsi des protoplasmas et peut-être leur variabilité relève-t-elle du phénomène connu en chimie organique sous le nom d'isomérie. »

LA CELLULE UNITÉ MORPHOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE. VÉGÉTAUX UNICELLULAIRES ET VÉGÉTAUX PLURICELLULAIRES. DIVISION DU TRAVAIL. DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE. LES TISSUS.

Beaucoup de Végétaux inférieurs, tels que les Bactéries, certains Champignons et de nombreuses Algues, sont, comme les Protozoaires, réduits à une seule cellule : Lorsque celle-ci a acquis une certaine dimension, elle se multiplie par une division qui s'effectue, le plus souvent, par la formation, au milieu de la cellule, d'une cloison transversale séparant la cellule-mère en deux cellules-filles ; ces dernières s'arrondissent, puis se séparent les unes des autres ; chacune des cellules ainsi engendrées, s'accroît, puis se divise à son tour et ainsi de suite.

Les Végétaux les plus évolués sont, au contraire, comme les Métazoaires, constitués par l'assemblage d'innombrables cellules; on peut estimer, par exemple, à 100 quatrillions le nombre des cellules entrant dans la constitution d'un Homme adulte (HENNEGUY). Cependant, tous les organismes passent par un stade unicellulaire qui est la cellule-œuf. Celle-ci, en se développant, subit un premier cloisonnement, comme chez les Végétaux unicellulaires ; mais les deux cellules-filles, au lieu de se séparer, restent réunies l'une à l'autre, et chacune d'elles continue à se cloisonner de la même manière, sans que les cellules-filles se séparent. Il résulte de ce cloisonnement un embryon constitué par de nombreuses cellules et qui, en continuant à s'accroître par division de celles-ci, formera une plante adulte. Mais, dès les premières phases de la formation de l'embryon, les cellules qui le composent se différencient, tout en continuant leurs bipar-

titions, en groupements affectés à des fonctions spéciales. Il s'établit donc une *division*, une *spécialisation* du travail parmi les cellules qui composent l'embryon. Les cellules, tout en conservant leurs fonctions essentielles, acquièrent des propriétés spéciales, se différencient en groupements exerçant une fonction déterminée. Les groupements de cellules affectées à une fonction spéciale constituent ce qu'on appelle les *tissus*.

Ainsi se constitue peu à peu la plante adulte : dans celle-ci, certaines cellules ayant conservé leurs caractères embryonnaires, c'est-à-dire n'ayant subi aucune différenciation, deviennent les cellules sexuelles : les gamètes mâles et les gamètes femelles qui, par leur fusion, constitueront la cellule-œuf destinée, en se détachant de la plante, à engendrer, par son cloisonnement, un nouvel individu.

Tandis que la cellule du Végétal ou de l'Animal monocellulaire exerce, à elle seule, toutes les fonctions physiologiques, les cellules innombrables qui composent le Végétal ou l'Animal pluricellulaire, tout en conservant généralement les propriétés essentielles de la vie, se différencient donc en vue de fonctions spéciales, en sorte que les fonctions physiologiques concentrées en une seule cellule dans le cas de l'être monocellulaire se répartissent entre les diverses cellules dans le cas de l'être pluricellulaire.

Mais, entre les Végétaux unicellulaires et pluricellulaires, on rencontre tous les intermédiaires. C'est ainsi que la plupart des Bactéries et les Levures, qui se réduisent à une seule cellule, peuvent parfois donner naissance à des cellules qui ont tendance à rester réunies pendant quelques temps, sous forme de chaînettes; mais le plus souvent les cellules qui constituent ces chaînettes conservent, en réalité, leur indépendance et ne tarderont pas à se séparer dans la suite ; leur association n'est que momentanée et accidentelle. D'autres Végétaux, Algues ou Champignons, sont, au contraire, constamment constitués par des cellules réunies en filaments plus ou moins allongés et susceptibles de se ramifier. Les cellules qui constituent ces filaments, ne se distinguent pas les unes des autres, toutes ont la même fonction et, dans certains cas, elles peuvent même se dissocier et, par cloisonnements ultérieurs, reproduire de nouveaux individus filamenteux. Elles forment donc des *colonies de cellules* toutes de même nature, et qui conservent chacune une certaine indépendance. Au moment de la reproduction, cependant, les cellules qui constituent ces filaments donnent naissance à des cellules de formes différentes, bien déterminées, qui sont soit des spores destinées à reproduire de nouveaux individus, soit des gamètes ou cellules sexuelles qui, après s'être fusionnées, formeront un œuf destiné, lui aussi, à multiplier l'espèce.

Dans les formes plus évoluées des Champignons et des Algues, on assiste à un début de différenciation cellulaire beaucoup plus marquée, et, dans certaines Algues, on voit apparaître de véritables tissus ; ces tissus, extrêmement simples, se différencient au fur et à mesure que l'on s'élève dans la série végétale.

La cellule nous apparaît donc, ainsi que nous l'avons déjà dit, comme une unité morphologique et physiologique douée d'une vie propre, et l'on dis-

tingue, dans un organisme pluricellulaire, une *vie élémentaire*, qui est la vie de chacune des cellules qui le composent, et une *vie d'ensemble* qui, dans une certaine mesure, est la somme de toutes les vies élémentaires. Mais, même dans les organismes pluricellulaires, les cellules ont une certaine indépendance, une vie autonome, et lorsque l'individu meurt, c'est la vie d'ensemble qui cesse; mais certaines peuvent rester en vie quelque temps après la cessation de cette vie d'ensemble, c'est-à-dire après la mort de l'individu. Il n'y a donc pas forcément correspondance entre la vie d'ensemble et la vie élémentaire. Rappelons d'ailleurs que CARREL et BURROWS ont réussi les premiers à prélever aseptiquement des fragments de tissus animaux, à les cultiver dans des milieux appropriés, comme on cultive les Bactéries et les Champignons, et à les faire vivre pendant des années. A la suite des travaux de ces savants, la culture des tissus a été essayée aussi sur les cellules végétales ; elle est couramment employée actuellement par les cytologistes et les histologistes pour les cellules animales.

Une distinction nous apparaît entre les monocellulaires et les pluricellulaires, c'est que les premiers sont réduits à une seule cellule, qui, en se cloisonnant, produit deux celulles-filles et ainsi de suite, de telle sorte, que, si aucun accident dû aux conditions extérieures ne survient, on peut concevoir théoriquement que l'individu pourra se transmettre indéfiniment, en chaîne ininterrompue, sans que la mort ne se produise. La mort n'est pas inévitable pour ces organismes et c'est pourquoi certains biologistes, comme WEISMANN, ont attribué aux êtres monocellulaires une immortalité virtuelle. Au contraire, les êtres pluricellulaires, aboutissent inévitablement à la mort. Chez eux, un certain nombre de cellules non différenciées, ayant conservé les caractères de cellules embryonnaires, constituent les cellules sexuelles qui se détachent de l'individu pour opérer la fécondation et reproduire de nouveaux individus, tandis que tout le reste de l'individu, c'est-à-dire l'immense majorité des cellules qui le composent meurent, en laissant un cadavre. En réalité, cette différence n'est peut-être qu'apparente et il semble que si l'individu pluricellulaire meurt, c'est que ses cellules se trouvant entre elles en étroite connexion, accumulent pendant leur vie des produits de déchets qu'elles ne peuvent facilement éliminer et qui finissent par déterminer leur intoxication; mais, dans ses cultures de tissus, en lavant périodiquement ceux-ci de manière à éliminer les produits toxiques qu'ils accumulent, et, en renouvelant le milieu nutritif, CARREL et EBELING ont réussi à conserver en vie, depuis 1912, les mêmes fragments de tissus (fibroblastes) et à faire multiplier indéfiniment leurs cellules. Il y a donc lieu de se demander si les cellules ainsi traitées ne sont pas elles-mêmes douées d'une immortalité virtuelle.

STRUCTURES CÉNOCYTIQUE OU SYNCYTIALE ; NOTION D'ÉNERGIDE

Dans un grand nombre de Végétaux : Algues et Champignons, on ne retrouve pas de cellules, et il semble, à première vue, qu'il y ait là une orga-

nisation très spéciale, dans laquelle la théorie cellulaire que nous venons d'exposer se trouverait en défaut. C'est ainsi que les Champignons du groupe des Siphomycètes et de nombreuses Algues du groupe des Siphonales sont constitués par des filaments ramifiés qui s'allongent, sans jamais se cloisonner. Si l'on examine au microscope ces filaments, on y trouve de très nombreux noyaux disséminés dans un cytoplasma dépourvu de toute cloison. Les filaments s'accroissent par leurs extrémités, où l'on observe de nombreuses divisions nucléaires non suivies de cloisonnement. On dit que ces Végétaux ont une *structure continue* ou *siphonée*: d'où les noms de Siphomycètes et de Siphonales qu'on leur a donnés. Afin de pouvoir rendre compte de ces faits, aberrants au premier abord, par la théorie cellulaire

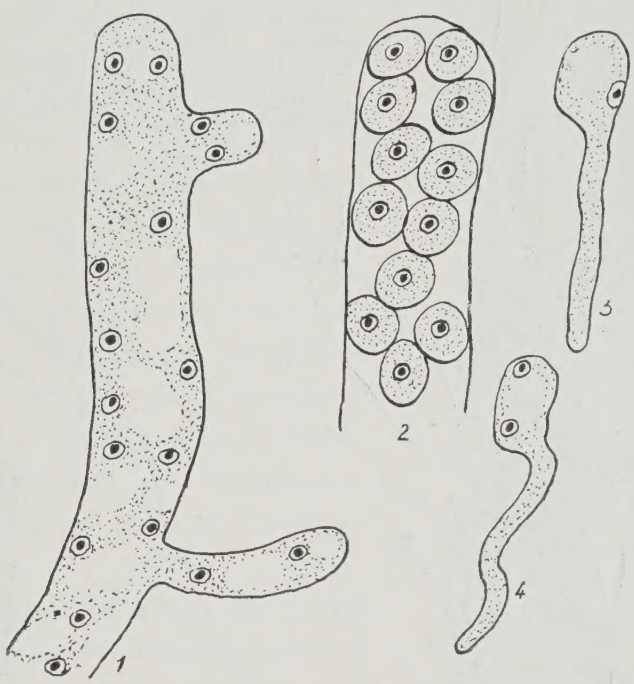


FIG. 1. — Filament d'une Saprolégniacée (*Achlya*). — 2. Zoosporange du même Champignon. — 3. et 4. Zoospores en voie de germination.

d'après laquelle tout être vivant est constitué de cellules, unités morphologiques et physiologiques, on a dû préciser celle-ci de la manière suivante. L'unité réelle, physiologique, serait constituée par un noyau entouré d'un territoire cytoplasmique correspondant ; à ces unités, dont l'existence est toute théorique, on a donné le nom de *territoires cellulaires* (VIRCHOW) ou d'*énergides* (SACHS). La cellule n'est alors autre chose qu'une énergide limitée par une cloison ; c'est une énergide morphologiquement reconnaissable ; les éléments caractéristiques du thalle des Siphomycètes ou des Siphonales sont, par contre, des éléments *polyénergides*, c'est-à-dire dans lesquels chaque territoire protoplasmique comprend un grand nombre d'énergides confondues en une masse unique, indistinctes morphologiquement, mais aussi réelles, physiologiquement, que dans la cellule.

Cette conception est appuyée par certains faits tirés de l'étude de la reproduction chez les Siphomycètes ou les Siphonales ; les Saprolégniacées, par exemple, sont des Champignons constitués de filaments tubuleux, ramifiés, contenant un protoplasma dépourvu de cloisons (fig. 1). Au mo-

ment de la reproduction asexuée, on voit se former, un peu au-dessous de l'extrémité d'un filament, une cloison transversale qui sépare un compartiment terminal contenant de nombreux noyaux ; bientôt, le cytoplasma se condense autour de chacun de ceux-ci pour former autant de zoospores (fig. I, 2) ; puis ces dernières, qui sont de véritables cellules individualisées, seront ensuite expulsées par rupture de la membrane de zoosporange et germeront (fig. I, 3 et 4), en reproduisant un nouvean

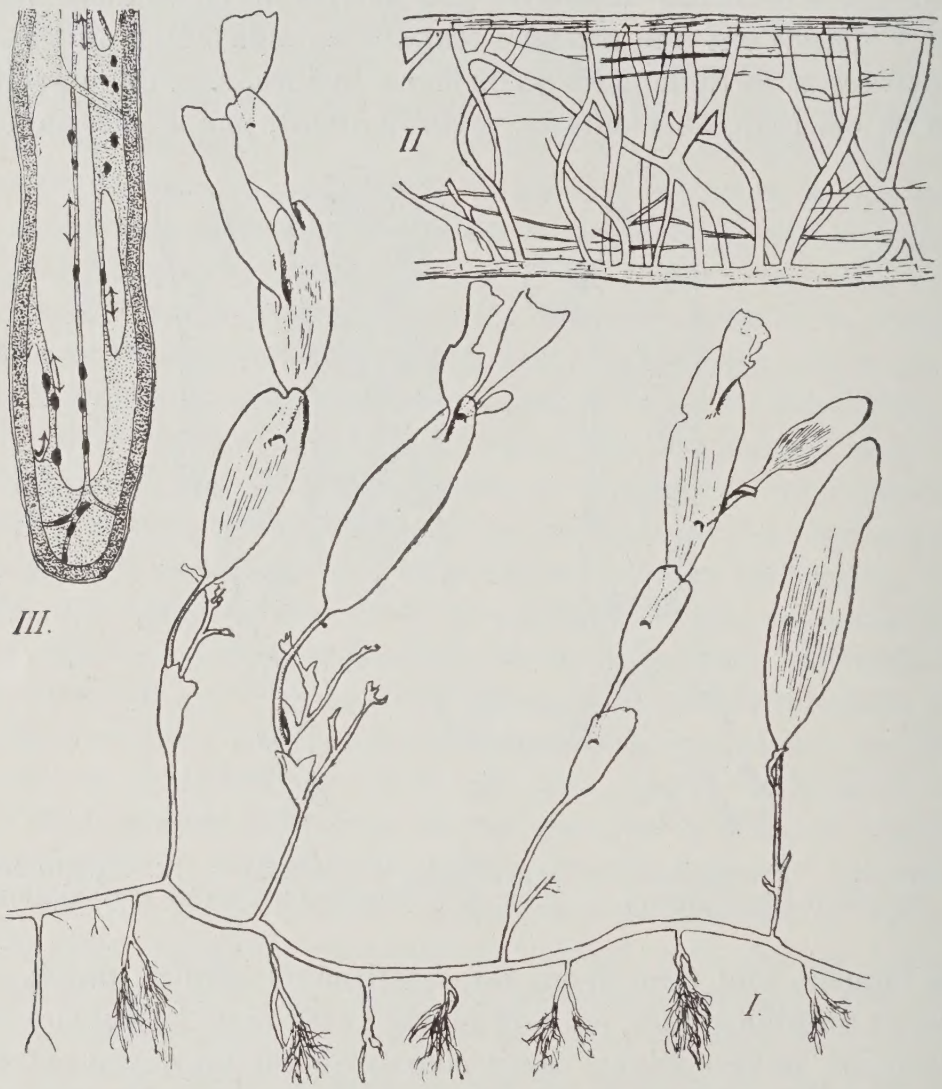


FIG. 2. — *Caulerpa prolifera* Lamx. — I. Aspect extérieur de la plante (demi-grandeur naturelle ; MANGENOT, 1930). — II. Coupe dans une « feuille », montrant le lacis des trabécules, véritables mèches par lesquelles l'eau de mer pénètre en tous sens dans l'intimité des organes (d'après OLTMANNS, 1904). — III. Extrémité d'un rhizoïde, vue à un très fort grossissement ; dans le cytoplasme, figuré en pointillé, et dont les mouvements sont indiqués par des flèches, on distingue quelques chloroplastes, représentés comme des fuseaux noirs (d'après BELZUNG, 1901).

filament qui se ramifiera, mais qui ne renfermera que des énergides. Ainsi, la structure cellulaire reparaît donc au moment de la reproduction, les énergides devenant aussitôt limitées sous forme de cellules ; mais, pendant la germination de la zoospore, et dans le siphon qui en dérive, les énergides résultant de la division de l'unique énergide primitive restent confondues. Chez les Algues Siphonales du genre *Vaucheria*, les énergides

se limitent également à l'état de cellules pendant la formation des gamètes, de telle sorte que ceux-ci, et l'œuf qui résulte de leur fusion sont des cellules bien individualisées. Cet œuf, en germant, reproduira un filament constitué, non par des cellules, mais par des énergides.

Souvent, cette simplicité de structure interne s'accompagne d'une différenciation externe extrêmement complexe. C'est ainsi qu'il existe certaines Siphonales marines : les *Caulerpa*, dont l'appareil végétatif présente (fig. 2, I) l'aspect extérieur d'un Végétal supérieur ; il se compose d'un axe horizontal ressemblant à une tige et fixé au substratum par des rhizoïdes rappelant de petites racines ; cet axe porte une série d'appendices aplatis s'élevant verticalement et donnant l'impression de feuilles. En réalité, ce ne sont là que des apparences; il n'y a, dans cette plante, rien de comparable à des tiges, des racines ou des feuilles ; lorsqu'on observe sa structure au microscope, on voit, en effet, que cette Algue ne renferme pas de cellules : elle est constituée seulement par une unique masse cytoplasmique contenant de nombreux noyaux, c'est-à-dire par une association d'énergides.

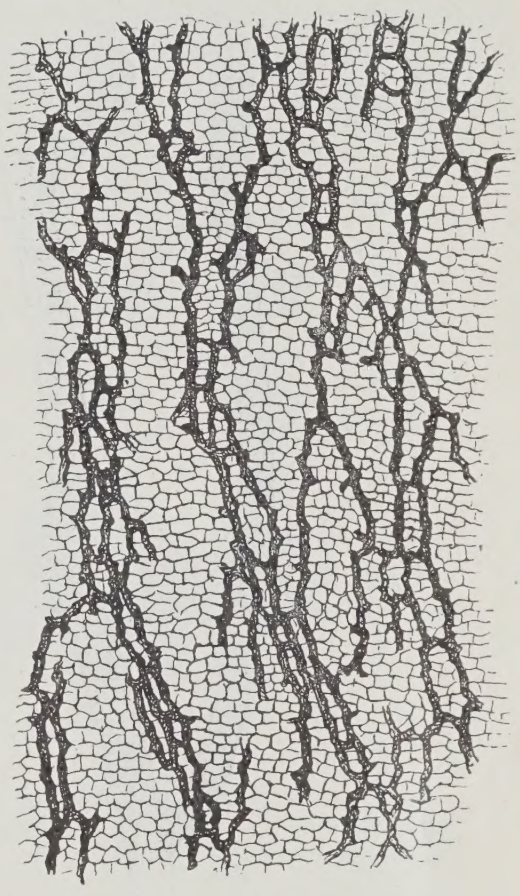


Fig. 3. — Laticifères de Scorzonère (d'après de Bary, 1884).

On retrouve une structure analogue dans les laticifères des Phanérogames. On appelle ainsi des tubes très allongés et ramifiés (fig. 3) qui se distribuent dans tout le corps de certaines plantes et sécrètent une matière d'aspect laiteux, nommée *latex*. Ces laticifères renferment une masse cytoplasmique dans laquelle se trouvent de nombreux noyaux. Si l'on étudie l'origine de ces laticifères dans l'embryon des Euphorbiacées, on voit qu'ils dérivent de véritables cellules. Celles-ci s'allongent et se ramifient ensuite, pendant que leur unique noyau se divise un grand nombre de fois, mais sans que cette division soit accompagnée de cloisonnements. On a donné à tous les éléments protoplasmiques dans lesquels les énergides sont ainsi confondues en une masse indivise, le nom de *cénocytes*.

Un cas particulier de cette structure se rencontre dans certains Champignons et certaines Algues dont les filaments sont cloisonnés, mais dans lesquels les cloisons ne délimitent pas de véritables cellules, mais des sortes de compartiments renfermant chacun plusieurs noyaux (fig. 4), parfois un grand nombre. On a désigné ces compartiments sous le nom d'*articles* ou *apocytes* et on peut les considérer comme formés par la réunion de plu-

sieurs énergides. Cette structure est intermédiaire entre celle des Champignons et des Algues formés d'un seul cénocyte et celle des autres Cryptogames plus évolués qui sont constitués par de véritables cellules.

Les Myxomycètes se présentent, à certains stades de leur développement, sous forme d'une masse protoplasmique nue, volumineuse, renfermant de nombreux noyaux, et qu'on désigne sous le nom de *plasmode* ou *symplaste*. Ce plasmode deviendra ultérieurement un sporange et chacune des énergides

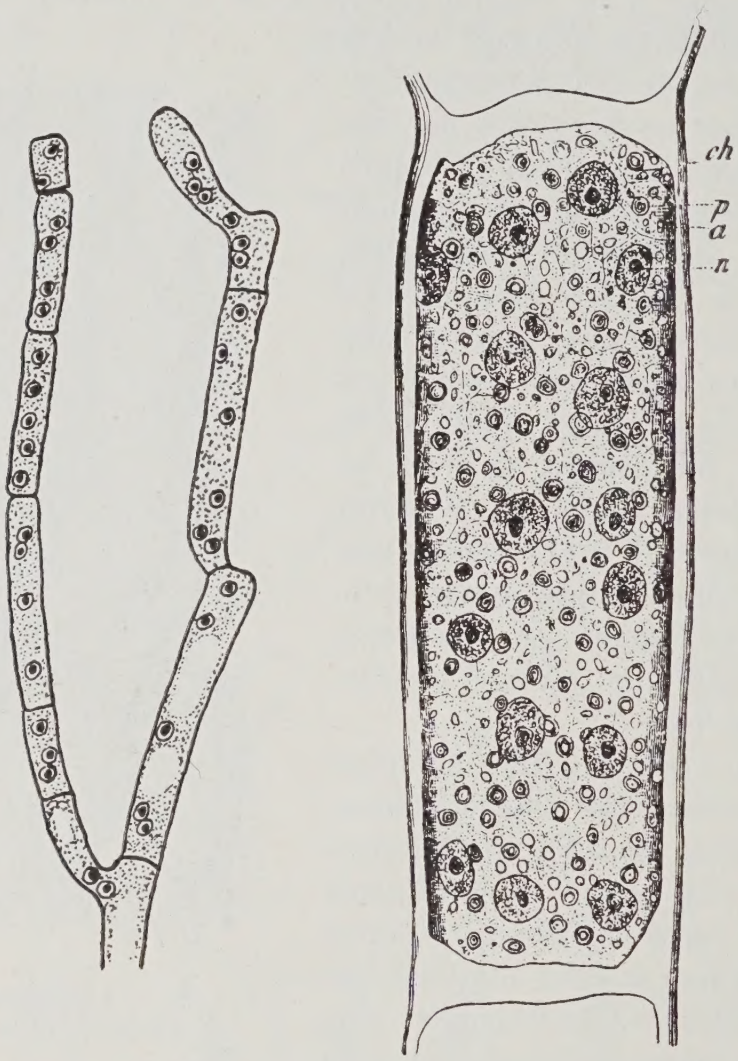


FIG. 4. — Articles ou apocytes. — 1, à gauche : dans un mycélium d'un Champignon, *Oidium lactis* (original). — 2, à droite : un des articles constitutifs du thalle de *Cladophora* (Algue Siphonocladale) ; *n* : noyaux ; *a* : amidon ; *p* : pyrénoïde ; *ch* : chromatophore (d'après O. HERTWIG, 1892).

qui le composent se transformera, alors, en autant de cellules qui représenteront des spores ; mais cette masse protoplasmique n'a pas la même origine que les cénocytes étudiés plus haut ; elle résulte de la fusion d'un grand nombre de cellules libres, issues des spores, cellules désignées sous le nom de *myxamibes*, en raison de leur ressemblance avec les amibes ; et, au cours de ces fusions successives, les noyaux conservent leur individualité. Des éléments protoplasmiques plurinucléés résultant ainsi d'une fusion de cellules n'existent pas seulement chez les Myxomycètes, et sous la forme spéciale de plasmode, caractéristique de ces Végétaux. On en trouve d'autres exem-

ples, assez nombreux, soit dans le Règne animal, soit dans le Règne végétal. D'une manière générale, on réserve le nom de *syncytiums* à ces éléments protoplasmiques plurinucléés résultant de fusion cellulaires, quel que soit leur forme ou l'organisme dans lequel on les observe. On retrouve, par exemple, l'état syncytial dans les laticifères des Chicoracées qui ont un aspect assez analogue à ceux des Euphorbiacées, mais dérivent, non de la croissance d'une même cellule, mais de la fusion d'un grand nombre de cellules distinctes, disposées en files simples dans les tissus de l'embryon (fig. 3), puis, ultérieurement réunies par des anastomoses.

Comme on le voit, les syncytiums et autres cénocytes sont donc la réunion d'énergides ou entités physiologiques, au même titre qu'un tissu formé de cellules distinctes et si, avec HENNEGUY, « on compare la cellule à un labora-

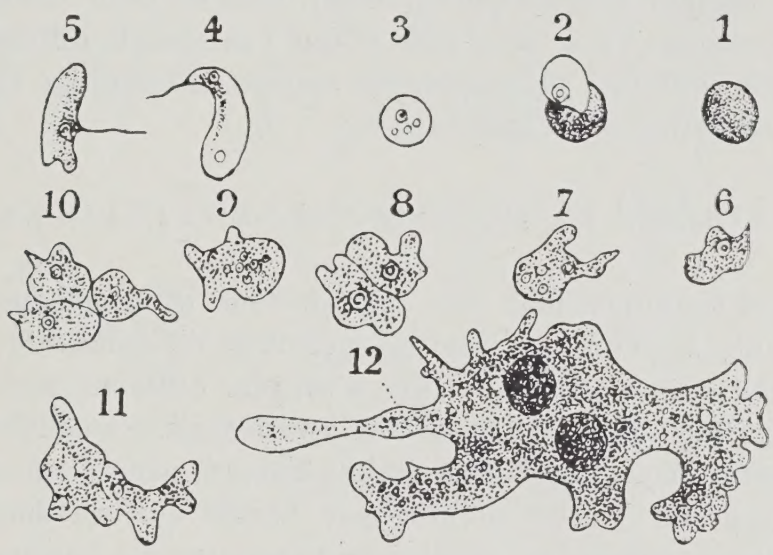


FIG. 5. — Formation du plasmode de *Chondrioderma difforme*. — 1, spore. 2, germination de la spore. — 3, 4, zoospore. — 5, la zoospore devient myxamibe. — 6, 7, myxamibes. — 8, 10, les myxamibes s'agglomèrent. — 9, 11, 12, petits plasmodes résultant de la fusion des myxamibes ; en 12, le plasmode contient deux corps étrangers ingérés (d'après CIENKOWSKI, 1863).

toire dans lequel le chimiste effectue une série de synthèses et de décomposition de corps, on peut dire que, dans un tissu, il y a autant de laboratoires séparés qu'il y a de cellules, tandis que, dans le cénocyte et le syncytium, il y a un grand nombre de chimistes travaillant en commun dans un vaste laboratoire où chacun d'eux effectue isolément les mêmes opérations que celles que fait le chimiste isolé dans son laboratoire spécial. Dans les deux cas, le résultat des travaux de chaque chimiste est le même, et chaque chimiste avec les appareils qu'il emploie, et dont il est le seul à se servir, représente une énergide. La notion d'énergides est donc plus précise que celle de cellule. »

Certains biologistes se sont servis de ces types aberrants de structure, dans lesquels la cellule n'apparaît pas nettement individualisée, pour combattre la théorie cellulaire; mais, en ne tenant compte que de faits morpho-

logiques, ils détruisent une théorie féconde à laquelle on doit de grands progrès en Cytologie, sans la remplacer par une interprétation logique et claire. En réalité, la théorie cellulaire, non seulement explique tous les faits morphologiques, mais possède, en outre, l'avantage d'introduire la notion indispensable d'individualité physiologique, sans laquelle il est difficile de comprendre la Physiologie générale. On trouve, d'ailleurs, dans l'évolution des Champignons, comme nous le montrerons plus loin, une série de faits d'ordre morphologique qui ne sauraient guère s'expliquer sans le secours de la théorie cellulaire. Il est vrai que la découverte récente des virus filtrants, dont nous parlerons plus loin, impose quelques réserves, car il est difficile, sinon impossible d'assimiler ceux-ci à de véritables cellules. Mais, il s'agit là sans doute d'une forme élémentaire de la vie, ne pouvant entrer actuellement dans le cadre de la théorie cellulaire et dont la signification précise nous échappe complètement. Aussi, sans en tenir compte, croyons-nous pouvoir conclure, avec HENNEGUY, que « la théorie cellulaire n'est pas une hypothèse, mais une théorie fondée sur un ensemble de faits bien établis par l'observation et l'expérience ».

FORMES ET DIMENSIONS DES CELLULES

La forme et les dimensions des cellules sont essentiellement variables (fig. 6) et il n'y a qu'un caractère qui permette de définir la cellule, c'est son individualité et sa structure. Rien n'est plus différent, par exemple, que la cellule d'un Bacille et celle d'une Monocotylédone. La cellule d'un Bacille (fig. 6, *5*), offre l'aspect d'un très petit bâtonnet, généralement de 0 μ 5 à 1 μ 5 de largeur sur 3 à 4 μ de longueur, tandis que certaines cellules de Monocotylédones, comme les cellules épidermiques des feuilles d'Iris et de Tulipe, sont d'énormes cellules rectangulaires de 200 μ de longueur sur 60 μ de largeur environ (fig. 6, *21*). Il y a des cellules, comme les myxamibes, qui ne possèdent pas de véritables membranes et chez lesquelles le cytoplasme est constamment agité de mouvements externes consistant en la formation et la rétraction incessante de pseudopodes. D'autres, comme les zoospores, les spermatozoïdes et certaines Bactéries possèdent, sur un point ou sur toutes les parties de leur corps, des expansions cytoplasmiques permanentes appelées flagelles ou cils vibratiles, qui leur permettent de se mouvoir. Les anthérozoïdes ou spermatozoïdes sont généralement des cellules très petites, réduites presque exclusivement à leur noyau, souvent enroulées en hélice et pourvues à l'une de leurs extrémités, de longs flagelles ; toutefois, les spermatozoïdes des Cycadales sont d'énormes cellules, visibles à la loupe ou à l'œil nu (cf. p. 173). Les cellules de certaines Bactéries sont très allongées et enroulées en hélice avec ou sans flagelles (Spirilles, Spirochètes). Les cellules des Levures sont sphériques, ellipsoïdales ou cylindriques. Bref, on voit par ces quelques exemples combien la forme des cellules est variable.

Les dimensions des cellules ne sont pas moins diverses (fig. 7). On connaît des Bactéries dont le diamètre est inférieur à 0 μ 5; quelques-unes

sont à la limite de la visibilité et ne peuvent être aperçues au microscope que sous forme de granulations confuses (*Asterococcus* de la péripneumonie bovine, par exemple) ; quelques-unes sont visibles seulement à l'ultramicroscope. D'autres, plus petites, enfin, peuvent traverser les filtres et ne sont décelables que par leurs actions pathogènes : on les appelle *virus filtrants*, ou *inframicrobes*, ou *ultramicrobes* (microbes de la fièvre aphteuse, de la variole, etc.). Certaines Bactéries, très visibles au microscope ordinaire, comme

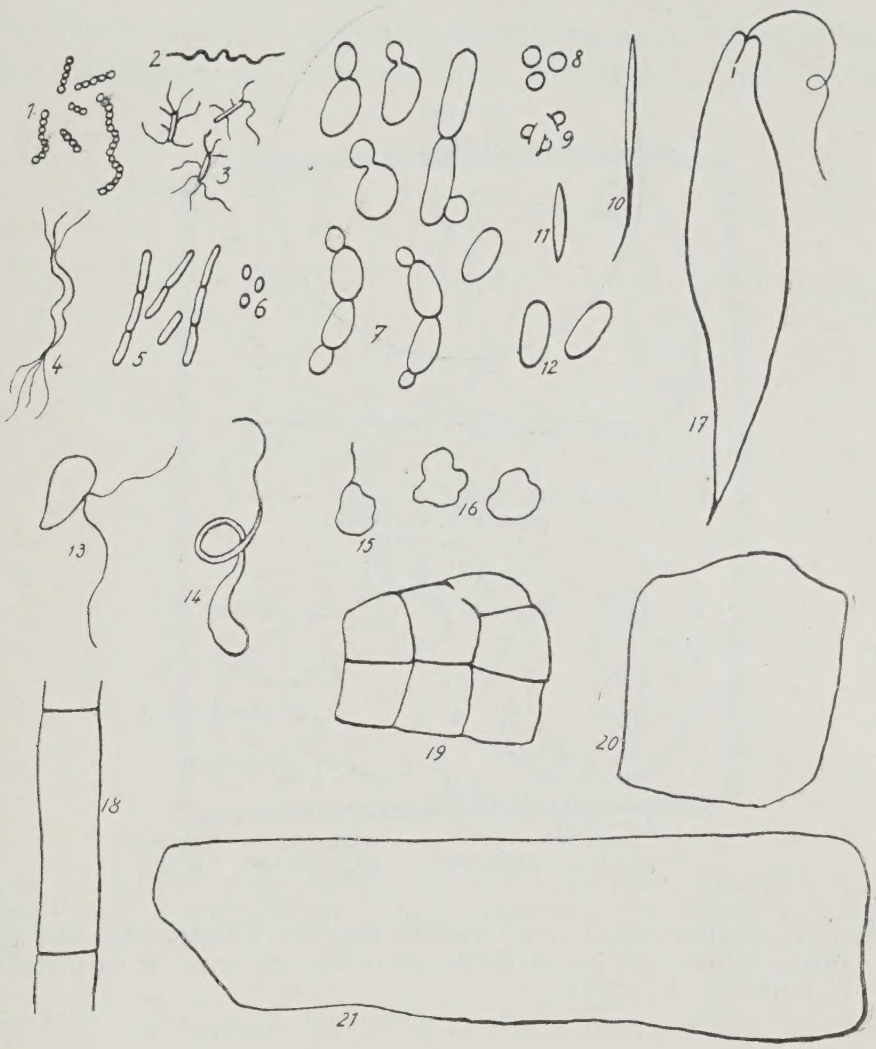


FIG. 6. — Formes et dimensions de divers types de cellules végétales. — 1, Streptocoque pyogène. — 2, *Treponema pallidum*. — 3, Bacille typhique. — 4, *Spirillum volutans*. — 5, *Bacillus mycoides*. — 6, Spores du *B. mycoides*. — 7, *Saccharomyces ellipsoideus*. — 8, Ascospores de *S. ellipsoideus*. — 9, Ascospores de *Williaa nomala*. — 10, Ascospore de *Nematospora Coryli*. — 11, Gamètes de *Spermophthora Gossypii*. — 12, *Schizosaccharomyces Pombe*. — 13, Spermatozoïde de *Fucus*. — 14, Spermatozoïde de *Funaria*. — 15, Zoospore de *Fuligo*. — 16, Myxamibes de *Fuligo*. — 19, Cellules d'un jeune pétale d'*Iris germanica*. — 20, Cellule d'un pétale adulte d'*Iris germanica*. — 18, Cellules vasculaires à l'état de méristème. — 21, Cellule épidermique d'une feuille d'*Iris germanica*.

le Bacille de la tuberculose, le Spirochète de la fièvre récurrente et un certain nombre d'autres, peuvent, au cours de leur développement, subir une sorte de pulvérisation qui les transforme en virus filtrants, à leur tour susceptibles de reprendre la dimension de cellules visibles au microscope. Les

ultramicrobes et ces formes filtrantes que prennent certaines Bactéries invisibles, offrent des dimensions peu supérieures à celles des plus grosses molécules protéiques et ne peuvent être constituées, par conséquent, que d'un très petit nombre de celles-ci. Il en résulte que leur fonctionnement vital doit se faire suivant des processus tout à fait différents de ceux que nous connaissons pour les cellules. Dès lors, il devient délicat d'assimiler ces par-

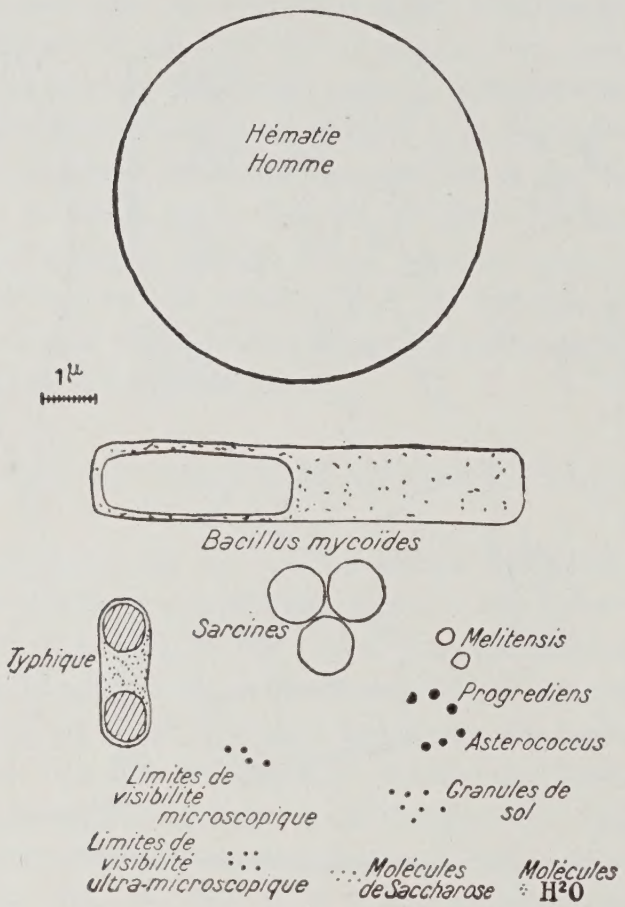


FIG. 7. — Dimensions relatives de diverses cellules, figurées à la même échelle que les particules de divers systèmes de suspensions (d'après Fr. VLÈS, 1929).

ticules infiniment petites à de véritables cellules et la signification de ces dernières nous paraît très difficile à comprendre, en l'état actuel de nos connaissances. Il semble que les virus filtrants représentent les formes élémentaires de la vie (1).

CONSTITUANTS MORPHOLOGIQUES DE LA CELLULE

Ainsi que nous l'avons vu, une cellule se compose essentiellement (fig. 8) du noyau et du cytoplasma, dont l'ensemble constitue le protoplasma ou ma-

1. D'après Ch. NICOLLE, les virus filtrants constitueraient une forme de division propre aux Bactéries pathogènes, qui favoriserait leur multiplication dans l'orga-

tière vivante. Elle est, enfin, entourée d'une membrane qui dans beaucoup de cellules animales, peut n'être qu'une simple pellicule cytoplasmique plus condensée, mais qui, dans la plupart des cellules végétales, est une véritable membrane différenciée, constituée principalement par de la cellulose ou d'autres substances glucidiques et résulte d'une sécrétion du protoplasma.

Le cytoplasma se présente dans les cellules vivantes comme une substance hyaline et homogène qui tient en suspension (fig. 8, Ch), d'une manière permanente, un certain nombre de petits éléments qui, par leurs formes et leurs dimensions, rappellent les Bactéries, et se distinguent, dans les cellules vi-

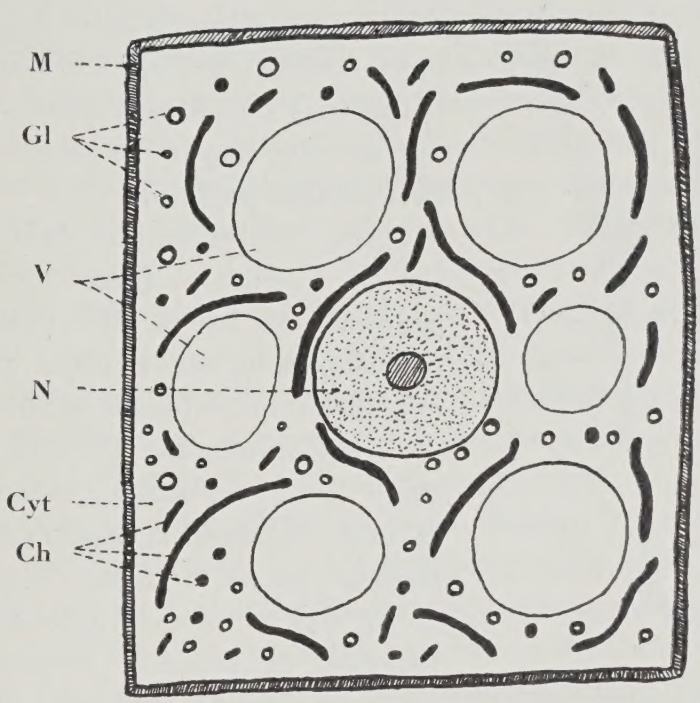


FIG. 8. — Schéma d'une cellule. — M : membrane squelettique. N : noyau. Cyt. : cytoplasma. Ch. : chondriosomes (dont l'ensemble forme le chondriome). V. :vacuoles. Gl. : globules lipoïdiques.

vantes, par leur réfringence légèrement supérieure à celle du cytoplasme. Ces éléments, qui ont reçu le nom de *chondriosomes*, offrent les formes de grains, de bâtonnets ou de filaments, peuvent passer de l'une à l'autre, sont capables de se diviser, et on peut les considérer comme faisant partie de la matière vivante. Les chondriosomes sont constitués, comme le cytoplasme, par un complexe colloïdal lipoprotéique, mais dans lequel les lipoïdes dominent. Certaines méthodes, dites *mitochondriales*, qui respectent les lipoïdes, permettent de les conserver et de les colorer. L'ensemble des chondriosomes d'une même cellule constitue ce que l'on appelle le *chondriome*.

nisme qu'ils attaquent : ces Bactéries auraient donc deux formes de reproduction : la division transversale, caractéristique de la vie saprophyte, et la transformation en granules, propre à la vie parasitaire. Nous ajouterons que cette sorte de pulvérisation peut se concevoir par le fait que les Bactéries, comme on le verra, paraissent avoir un noyau diffus.

Le cytoplasme contient toujours, en outre, de petites gouttes liquides appelées *vacuoles*, et constituées par de l'eau renfermant en dissolution diverses substances, cristalloïdes et colloïdales. Ces vacuoles, très petites et très nombreuses dans les cellules jeunes, se gonflent et se fusionnent ordinairement, peu à peu, pour former, dans les cellules adultes, une énorme et unique vacuole qui occupe la majeure partie de la cellule, refoulant à la périphérie le noyau et le cytoplasme. Cette vacuole est souvent traversée (fig. 9) par de minces trabécules cytoplasmiques qui s'irradient autour du noyau et vont rejoindre le cytoplasme pariétal.

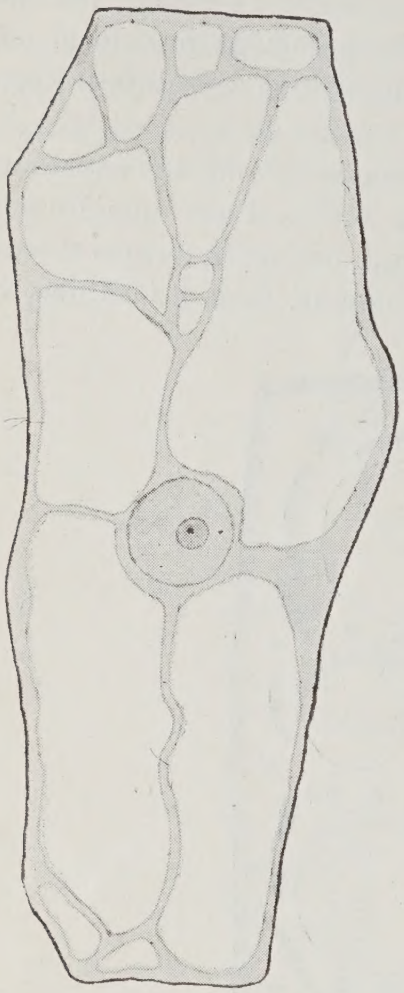


FIG. 9. — Cellule épidermique d'une écaille du bulbe d'*Allium Cepa*, observée *in vivo*. Le cytoplasma, homogène, forme un revêtement périphérique limitant une grande vacuole dans laquelle il émet de fins trabécules ; au point de jonction de ceux-ci, au centre de la cellule, est le noyau (Les chondriosomes et autres corpuscules suspendus dans le cytoplasme n'ont pas été représentés).

Enfin, on rencontre, dans presque toutes les cellules, sinon dans toutes, des granulations lipoïdiques, disséminées dans le cytoplasme, en nombre plus ou moins considérable selon les cellules et leur état de développement. On trouve, en outre, dans le cytoplasme, sous forme d'enclaves, diverses substances : produits de réserve ou de déchets, résultant de l'activité des cellules (grains d'amidon, cristalloïdes de protéine, cristaux de natures diverses, etc...), qui sont localisées, soit dans le cytoplasme lui-même, soit dans les éléments du chondriome, soit dans les vacuoles. Mais toutes ces formations ne sont que des produits transitoires résultant des phénomènes groupés sous le nom de métabolisme cellulaire et que nous étudierons plus loin.

NOMENCLATURE DES CONSTITUANTS MORPHOLOGIQUES DE LA CELLULE : PROTOPLASME, NOYAU, CYTOPLASME, CHONDRIOME, PARAPLASME ET MÉTAPLASME.

Mais, dès maintenant, une distinction s'impose : nous venons de voir que le contenu cellulaire comprend non seulement la substance vivante, noyau et cytoplasme, mais encore des produits divers sécrétés par celle-ci, c'est-à-dire des produits de son métabolisme. Parmi ces produits, il en est qui sont permanents, comme la paroi squelettique, qui entoure la plupart des cel-

lules végétales et est constituée par une substance glucidique sécrétée par le cytoplasme. D'autres, plus nombreux, n'ont, au contraire, qu'un caractère transitoire; ce sont les produits de réserve destinés à être utilisés et les produits de déchets, destinés à être rejetés, ainsi que de nombreux produits intermédiaires de la nutrition. Un certain nombre de ces produits existent dans le cytoplasme à l'état figuré: tels sont les globules graisseux, les grains d'amidon et d'autres enclaves de nature diverse. Mais la plupart sont dissous dans le cytoplasme ou dans les vacuoles : parmi ces derniers, il en est, comme le glycogène, l'inuline, etc., que certaines réactions microchimiques permettent de mettre en évidence sous le microscope ; mais les autres, les plus nombreux, ne sont pas décelables. Il est donc nécessaire de chercher à distinguer dans la cellule ce qui appartient à la substance vivante elle-même de ce qui résulte de son élaboration, c'est-à-dire de distinguer le protoplasme sécréteur de la matière sécrétée.

Or, parmi les constituants morphologiques de la cellule, le noyau est un organe permanent; il est indispensable au fonctionnement de la cellule, se divise, en même temps que celle-ci, et ne peut se former *de novo*; il fait donc partie de la substance vivante ou protoplasme. Dans le cytoplasme, il y a lieu de distinguer une partie fondamentale homogène qui, elle aussi, est incapable de se former par génération spontanée, provient toujours d'une cellule préexistante et représente une partie essentielle de la matière vivante. Dans le cytoplasme enfin, se trouvent d'une manière constante, les chondriosomes et les vacuoles. Les chondriosomes sont permanents, au même titre que le noyau; ils font partie de l'architecture de la cellule. Ils ne semblent pas pouvoir se former *de novo*, mais résultent de la division de chondriosomes préexistants. Les vacuoles, au contraire, peuvent se former *de novo* et nous verrons qu'elles ne semblent pas devoir être incorporées à la substance vivante. La membrane, enfin, quoique permanente, ne peut pas être considérée comme une matière vivante ; elle est le produit de sécrétion du protoplasme. Quant aux enclaves diverses que l'on rencontre dans la cellule, on les voit apparaître et disparaître; elles n'ont qu'un caractère transitoire et ne font pas partie de l'architecture cellulaire; ce sont des produits du métabolisme cellulaire. De la sorte, en dehors du noyau, il n'y a donc lieu de considérer comme appartenant à la substance vivante de la cellule que le cytoplasme fondamental homogène et les chondriosomes.

Or, avant d'aborder l'étude plus détaillée de la structure des cellules et notamment du cytoplasme, il est nécessaire d'établir une nomenclature des diverses formations dont nous venons de parler, car c'est là une question sur laquelle les biologistes ne sont pas d'accord, ce qui a créé de nombreuses confusions.

Le terme de *protoplasme*, créé par Mohl (1), a été employé par la plupart des cytologistes pour désigner la substance vivante de la cellule, y compris le noyau, c'est-à-dire ce que Dujardin appelait *sarcode*. Plus tard, Kölliker proposa de le remplacer par celui de *cytoplasme*, mais Strasbur-

1. Pour Mohl le terme de protoplasme était réservé, comme on l'a vu dans l'historique, au sarcoplasme de Schleiden.

GER et HENNEGUY, ainsi que la plupart des cytologistes modernes, désignent, comme nous l'avons fait, sous le nom de protoplasme, toute la matière vivante, y compris le noyau, et distinguent, dans ce protoplasme, le *nucléoplasme* ou *caryoplasme*, qui est la substance nucléaire, et le *cytoplasme* comprenant tout ce qui n'est pas le noyau.

Cependant, on a proposé des classifications assez différentes. Pour HARDY, le cytoplasme comprend tout ce qui n'appartient pas au noyau, mais le terme de protoplasme est réservé, par cet auteur, à tout ce qui, dans le cytoplasme, fait partie de la matière vivante de la cellule, à l'exclusion du noyau. Le cytoplasme comprend donc le protoplasme et les produits de son activité, enclaves diverses n'appartenant pas à la substance vivante.

BOTTAZZI, au contraire, incorpore le noyau au protoplasme ou *bioplasme* qui, pour lui, comprend toute la matière vivante de la cellule (1), c'est-à-dire le noyau, la substance fondamentale vivante, qui n'appartient pas au noyau, et le chondriome. Il réserve le terme de cytoplasme pour tout le contenu cellulaire, c'est-à-dire l'ensemble du protoplasme et des produits de l'élaboration de celui-ci. Parmi ces derniers, BOTTAZZI distingue : 1° le *métaplasme* comprenant les produits de l'élaboration cellulaire qui sont permanents (membranes cellulosiques, pigments, etc.) (2) ; 2° le *paraplasme*, représenté par les substances de réserve ou de déchet qui ne se rencontrent que transitoirement dans le cytoplasme (grains d'amidon, globules graisseux, etc...), ainsi que les substances solubles provenant du métabolisme cellulaire (glycogène, inuline) et que certains réactifs chimiques permettent de déceler. Donc, pour BOTTAZZI, protoplasme signifie tout ce qui est vivant dans la cellule, y compris le noyau et le chondriome, tandis que le cytoplasme englobe le protoplasme et les produits de son élaboration (métaplasme et paraplasme).

L. LAPICQUE distingue, au contraire, le noyau et le cytoplasme et comprend, dans ce dernier, tout ce qui dans la cellule n'appartient pas au noyau ; mais il distingue dans le cytoplasme : 1° le *protoplasme* ou matière fondamentale homogène ; 2° le *deutoplasme* réservé aux parties du protoplasme qui sont différenciées en vue de l'accomplissement d'un travail, d'une fonction déterminée, et comprennent le chondriome et les vacuoles ; 3° le *métaplasme* et le *paraplasme*, compris dans le sens de BOTTAZZI.

Toutes ces classifications ont l'inconvénient de ne pas toujours correspondre avec les faits reconnus par les cytologistes. Le terme de deutoplasme, créé par VAN BENEDEN pour le vitellus des œufs, est employé généralement comme synonyme de paraplasme. Il est donc détourné de son sens originel par LAPICQUE. En outre, les chondriosomes et les plastes ne peuvent pas être rangés avec les vacuoles, car les premiers appartiennent à la matière vivante, alors que les vacuoles

1. On distingue souvent aussi le contenu de la cellule, noyau et cytoplasme, sous les noms de *protoplaste* ou *cytosome* pour le distinguer de la membrane.
2. Les pigments présentent généralement dans les cellules végétales un caractère transitoire ; aussi les comprendrons-nous dans le paraplasme.

semblent devoir être classées dans le paraplasme. C'est pourquoi nous proposons la classification suivante qui nous paraît plus claire. Avec Strasburger et Henneguy, nous donnerons le nom de *protoplasme* à la matière vivante, c'est-à-dire au noyau et à tout ce qui est vivant en dehors du noyau et nous distinguerons, avec ces mêmes auteurs, le *nucléoplasme* ou *caryoplasme*, c'est-à-dire le noyau, le *cytoplasme*, comprenant la matière fondamentale vivante homogène, et le *chondriome* avec les chondriosomes proprement dits et les plastes (cf. p. 48). Nous réserverons le nom de métaplasme (1) aux parois cellulaires, et nous grouperons dans le paraplasme les autres produits d'élaboration du cytoplasme ou du chondriome : inclusions diverses (amidon, pigments, graisse, etc...), produits diffus dans le cytoplasma (glycogène, etc.) et produits localisés dans les vacuoles ; ces deux termes, paraplasme et métaplasme seront pris dans le sens de Bottazzi, mais nous incorporons, dans le paraplasme, les vacuoles dont ce savant fait abstraction.

Enfin, nous grouperons toutes ces formations qui constituent la cellule sous le nom de *contenu cellulaire*, comprenant la matière vivante et les produits de son élaboration.

Contenu cellulaire	*Protoplasme* ou *matière vivante*	nucléoplasme.
		cytoplasme.
		chondriome.
	Métaplasme	parois.
	Paraplasme	vacuoles.
		globules lipoïdiques.
		grains d'amidon, etc...

1. Beaucoup de cytologistes se sont demandés si, en dehors du protoplasme qui constitue la matière vivante fondamentale de toute cellule, il n'y aurait pas des substances vivantes, en dehors des cellules, telles que, par exemple, les membranes cellulosiques qui peuvent s'accroître, par conséquent se nourrir et présenter des manifestations vitales. Le terme de métaplasme créé pour ces formations s'applique donc à l'ensemble de ces substances extracellulaires résultant d'une modification du protoplasme et auxquelles on attribue souvent certaines des propriétés de la matière vivante. Les formations métaplasmiques seraient ainsi des matières vivantes ayant évolué dans un sens déterminé et ne pouvant revenir à l'état de protoplasme. En outre, on a parfois considéré les diastases, que l'on retire des cellules et qui sont des catalyseurs organiques agissant comme des catalyseurs minéraux, sans se détruire, pendant la réaction qu'ils se produisent, comme des substances ayant retenu quelque chose de leur origine vitale. Ces diastases ont, en effet, la propriété commune avec la matière vivante de ne pouvoir supporter que des températures comprises entre certaines limites, variables pour chacune d'elles, et d'exercer leur maximum d'effet à une température optima. Ainsi, par là, on pense qu'on pouvait passer par degrés de l'action purement chimique des catalyseurs et des diastases à la vie restreinte du métaplasme et à la vie intense du protoplasme. On voit donc qu'il n'y a pas de limite précise entre les phénomènes chimiques et les phénomènes vitaux, pas plus qu'il n'y a de limite entre la substance minérale et la substance organisée.

CHAPITRE II

LE CYTOPLASME

ASPECT VITAL ET CARACTÈRES PHYSIQUES DU CYTOPLASME

Aspect vital. — Dujardin, qui a, pour la première fois, étudié le cytoplasme dans les cellules vivantes des Infusoires ciliés, a donné une description absolument exacte de cette substance qu'il appelle *sarcode*, description que n'ont fait que confirmer les observations modernes. « Cette substance, dit-il, se montre parfaitement homogène, élastique et contractile, diaphane et réfractant la lumière un peu plus que l'eau et beaucoup moins que l'huile ; on n'y distingue absolument aucune trace d'organisation, ni fibres, ni membrane, ni apparence de cellulosité ».

Le cytoplasme nous apparaît tel aujourd'hui que l'a décrit Dujardin. Dans les cellules vivantes, il se présente sous l'aspect d'une substance homogène, transparente comme le verre, visqueuse, un peu plus réfringente que l'eau et non miscible avec ce liquide. Cependant les recherches modernes ont démontré qu'il renferme toujours, en suspension, de nombreuses granulations (chondriosomes, granulations lipoïdiques) et des vacuoles dont nous parlerons plus loin. La description de Dujardin ne peut donc s'appliquer qu'au cytoplasme lui-même, en dehors des éléments figurés qu'il contient.

On a beaucoup utilisé, pour l'étude des caractères physiques du cytoplasme, le plasmode des Myxomycètes. Celui-ci se présente, comme on l'a vu, sous forme d'une masse protoplasmique volumineuse et d'aspect irrégulier, lobée de la manière la plus capricieuse (fig. 10) et renfermant de très nombreux noyaux. Cette masse protoplasmique change constamment de forme, grâce à des mouvements amiboïdes qui déterminent son déplacement : elle glisse, à la surface de son support et, si ce dernier est du bois pourri, s'insinue dans ses interstices, y pénètre, pour en ressortir plus loin, puis y rentrer et ainsi de suite. En raison de ses grandes dimensions le plasmode constitue donc un précieux objet pour l'étude du cytoplasme. Des expériences classiques réalisées par Pfeffer sur le plasmode de *Chondrioderma difforme* ont montré que pour déformer une petite masse de cytoplasme, il faut exercer une pression de 8 milligrammes par centimètre

carré. Les cordons cytoplasmiques de ce plasmode se rompent, quand on les soumet à une traction de 120 à 300 milligrammes par millimètre. Cela indique donc une cohésion assez forte qui, d'ailleurs, peut s'accentuer pour d'autres cytoplasmes (Infusoires, spermatozoïdes).

Viscosité. — On a beaucoup discuté sur l'état de cohésion du cytoplasme, c'est-à-dire sa consistance. La plupart des cytologistes considérent

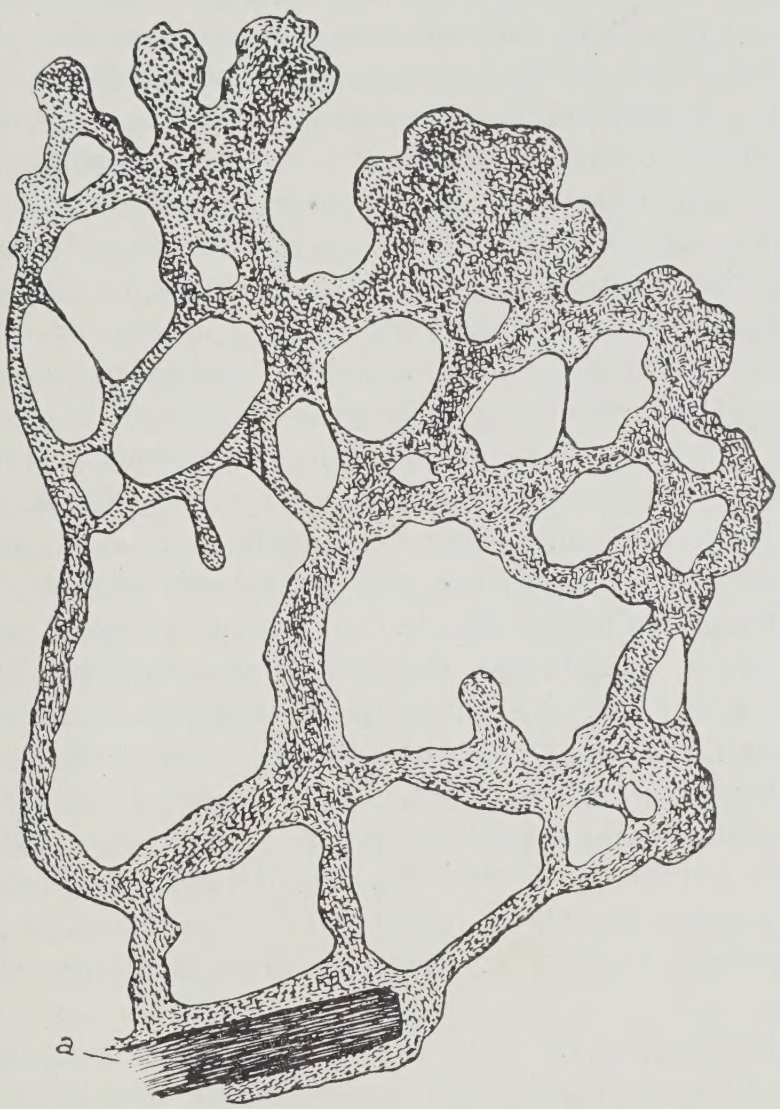


FIG. 10. — Fragment d'un plasmode de *Chondrioderma difforme* ; *a*, corps étranger ingéré (grossi 50 fois environ ; d'après ZOPF).

le cytoplasme comme se rapprochant plus de l'état liquide que de l'état solide. Quelques-uns, cependant, lui ont attribué une consistance solide.

Le plasmode des Myxomycètes révèle une grande fluidité. Une observation du mycologue anglais LISTER sur le plasmode de *Badhamia utricularis* en donne une preuve. LISTER vit apparaître des plasmodes de ce Champignon sur le tronc d'un vieux Charme de son jardin qui était recouvert par des appareils fructifières de *Corticium puteanum*. Ces plasmodes parcoururent les surfaces occupées par le *Corticium* et en dévo-

rèrent activement les appareils fructifères, laissant, après leur passage, l'écorce du Charme aussi lisse et propre que si aucun Champignon n'y avait jamais poussé. Mais, si le *Badhamia* assimilait les tissus du *Corticium*, les spores de ce dernier, protégées par une membrane brune et résistante, n'étaient pas attaquées et s'accumulaient dans le plasmode qui prit une teinte brun sombre. Lister recueillit l'un de ces plasmodes sur une plaque de verre ; celui-ci s'y déplaça, laissant derrière lui, comme trace de son passage, un fin réseau brun formé par les spores ingérées qui s'étaient déposées peu à peu, étant mal retenues par le cytoplasme plasmodial, ce qui indiquait sa faible viscosité. Cependant, le plasmode renfermait encore de nombreuses spores. Lister mit alors sur la route de ce *Badhamia* un barrage de coton humide : le plasmode le traversa rapidement, y laissant toutes les spores qu'il contenait encore, et en ressortit avec la teinte jaune caractéristique qu'il présentait avant d'avoir dévoré le *Corticium*. Lister avait donc réalisé la filtration sur coton du protoplasme plasmodial et, par là, réussi à démontrer la consistance très fluide de celui-ci.

Ces constatations un peu grossières peuvent être précisées par un examen microscopique. Observé à un grossissement suffisant, le plasmode apparaît formé d'une substance homogène tenant en suspension d'innombrables inclusions, de nature encore mal déterminée, et des débris ingérés, dont les déplacements incessants dans des directions diverses révèlent, avec une grande netteté, l'existence des courants cytoplasmiques que nous étudierons plus loin avec plus de détails. Ces courants ne sont point spéciaux aux plasmodes, et, dans la majorité des cellules végétales, le cytoplasme est le siège de courants en sens divers qui se traduisent aussi par des déplacements de granulations (globules lipoïdiques et chondriosomes). Les trabécules cytoplasmiques traversant les vacuoles et dans lesquels se manifestent ces courants modifient constamment leurs formes, produisant des sortes de pseudopodes, qui se rétractent ensuite, pour se reformer plus loin. Les cellules des Spirogyres, étudiées par L. Lapicque, puis par Mangenot, se prêtent particulièrement bien aux observations de cet ordre (Cf. fig. 11).

Tous ces faits indiquent donc que le cytoplasme *coule*. Cela suppose une mobilité de ses molécules qu'on ne trouve que dans l'état liquide, qui, en un mot, est le caractère essentiel de l'état liquide. Cependant, ces mouvements sont beaucoup moins accusés dans d'autres cellules : ils semblent faire à peu près défaut dans certaines cellules végétales (entre autres chez les Levures et divers Champignons), dont le cytoplasme paraît être beaucoup moins liquide et ne présente aucun déplacement de granules. Il semble en être de même dans la plupart des cellules animales. D'autres arguments, reposant surtout sur l'observation de cellules végétales, ont été invoqués en faveur de l'état liquide du cytoplasme. Hofmeister et Berthold ont montré, pour la première fois, que, lorsqu'on réalise une section dans un filament de *Vaucheria*, une partie du cytoplasme sort et prend une forme sphérique, en vertu de la loi de moindre surface qui caractérise les liquides. En soumettant les cellules d'un poil de *Trades-*

cantia à une température élevée, VERWORN a obtenu également la contraction des trabécules cytoplasmiques traversant les vacuoles ; ceux-ci prirent la forme de chapelets de sphères (Cf. p. 486 et fig. 223).

Enfin, une expérience de KÜHNE sur le cytoplasme des Myxomycètes ne peut s'expliquer que par l'état liquide de ce dernier: cet auteur a réussi à réaliser un muscle artificiel en enfermant des fragments de plasmodes de Myxomycètes dans des tubes élastiques (intestins d'*Hydrophilus piceus*).

Tous ces faits, joints à ceux tirés de la microdissection et dont nous parlerons plus loin, nous permettent donc de conclure que le cytoplasme possède, en général, les propriétés fondamentales des liquides: *il coule et a une tension superficielle qui tend à lui faire prendre une forme de surface minima, c'est-à-dire la forme sphérique.*

Cependant, le cytoplasme possède, en même temps, une propriété liée, comme nous le verrons plus loin, à son état de gel et qui est caractéristique des solides, à savoir l'*élasticité de torsion*. Récemment, SCARTH a pu mettre en évidence cette élasticité dans les Spirogyres: en repoussant avec l'aiguille du microdissecteur le noyau d'une cellule de cette Algue, d'un bord de la cellule à l'autre, puis, en l'abandonnant, cet auteur a constaté que le noyau revient de lui-même à sa position initiale. On peut donc admettre que le cytoplasme présente une consistance intermédiaire entre celles de l'état liquide et de l'état solide. Cette consistance est, d'ailleurs, variable, comme nous allons le montrer, non seulement d'une cellule à l'autre, mais dans une même cellule, suivant son âge, son état fonctionnel et certaines conditions externes. C'est ainsi que, d'une manière générale, le cytoplasme des cellules végétales est beaucoup plus fluide que celui des cellules animales. D'autre part, dans les graines et dans toutes les cellules à l'état de vie latente, qui ont subi une forte déshydratation, le cytoplasme devient solide. Il semble donc que le cytoplasme puisse présenter tous les degrés entre l'état solide et l'état liquide.

On a cherché, en effet, à évaluer la viscosité du cytoplasme, soit par l'emploi de la centrifugation sur les cellules vivantes, qui détermine une sédimentation des enclaves lourdes (grains d'amidon) ou légères (granulations lipoïdiques) avec une facilité et une vitesse variable, selon la consistance du cytoplasme, soit par la méthode de microdissection mise en pratique par CHAMBERS. Cette dernière méthode consiste en l'emploi d'un microscope spécial, ou *microdissecteur*, muni d'aiguilles de verre que l'on peut déplacer mécaniquement avec une grande précision sous le microscope et qui permet de dissocier les cellules à un fort grossissement.

En déterminant la vitesse avec laquelle tombent à travers le cytoplasme les grains d'amidon ou certains cristaux, WEBER a pu constater que la viscosité du cytoplasme varie avec la cellule considérée. Il semble que celle-ci augmente progressivement avec l'âge des cellules. Certaines influences (augmentation de température ou action de certaines substances chimiques telles que les narcotiques) peuvent également déterminer des variations de la viscosité.

Les recherches réalisées à l'aide de la microdissection par SEIFRIZ sur

divers Végétaux (Mucorinées, *Fucus*, tubes polliniques, plasmodes de Myxomycètes) ont montré aussi que le cytoplasme offre une consistance très variable, tantôt très fluide et voisine de celle de l'eau, tantôt presque solide jusqu'à former une gelée de la consistance de la pâte de pain, ou même de la vaseline et dans laquelle le passage de l'aiguille reste béant.

Le cytoplasme est très liquide dans le plasmode des Myxomycètes, tant que celui-ci est à l'état de vie active. Si l'on brise la pointe de l'aiguille du microdissecteur dans le plasmode, le cytoplasme est rapidement aspiré. Sa fluidité est cependant inférieure à celle de l'eau : elle est intermédiaire entre celle de ce liquide et celle de l'huile de paraffine, mais dès que le plasmode arrête sa croissance, c'est-à-dire aux stades qui précèdent la sporulation, la consistance du cytoplasme augmente : elle devient égale à celle de l'huile de paraffine, puis de la glycérine, enfin à celle de la pâte de pain. Dans le *Rhizopus nigricans*, le cytoplasme est également liquide dans les parties jeunes du siphon ; il est toutefois moins fluide que celui des Myxomycètes et offre approximativement la consistance de l'huile de vaseline. Par contre, dans les parties âgées du siphon de *Rhizopus*, le cytoplasme s'épaissit. Sa viscosité devient celle de la glycérine, puis celle de la pâte de pain et peut même atteindre ou dépasser celle de la vaseline.

Dans l'œuf de *Fucus*, le cytoplasme devient de plus en plus visqueux à mesure que l'œuf mûrit et que ses échanges se réduisent. Aussitôt après la fécondation, il redevient liquide et reste à cet état dans l'embryon. Enfin, il semble exister dans l'œuf des territoires où la fluidité est plus accentuée, sortes de centres d'activité où se produisent des échanges chimiques différents.

En mesurant la vitesse de déplacement des granules dans le cytoplasma de l'œuf d'un Mollusque (*Cumingia*), Heilbrunn a constaté que la viscosité de cet élément est environ de 3,5 à 4 fois supérieure à celle de l'eau. D'autre part, en introduisant des particules métalliques dans certaines cellules végétales et en les déplaçant par un champ magnétique, le même auteur a trouvé des viscosités de 10 à 20 fois supérieures à celle de l'eau. Certains cytoplasmes très condensés, tels que celui des Paramécies, présentent des viscosités énormes de l'ordre de 8.000.

Ainsi, des résultats obtenus par la méthode de centrifugation, par celle de microdissection ou par d'autres techniques, se dégage une notion essentielle et très générale : le cytoplasme des Végétaux n'offre pas, à tous les instants de l'existence, la même viscosité : celle-ci est essentiellement variable avec l'état physiologique de l'organe considéré.

Densité. — Par une méthode micropicnométrique, Leontjew est parvenu à mesurer la densité du cytoplasme du plasmode de *Fuligo septica* et a montré que, chez les individus récoltés par un temps sec, celle-ci est en moyenne de 1.040, tandis que chez ceux recueillis par temps humide, elle ne dépasse pas 1.016 ; mais, onze heures avant la sporulation, la densité s'élève à 1.065.

PELLICULE ECTOPLASMIQUE

Le cytoplasme n'est pas miscible aux milieux aqueux extérieurs ; il en demeure toujours séparé par une limite très nette. Dans les cellules qui n'ont pas de parois squelettiques, il est entouré d'une zone externe présentant une consistance plus grande que celle de la partie centrale, zone externe que l'on désigne sous le nom d'*ectoplasme* ou *pellicule ectoplasmique*, par opposition au reste du cytoplasme qui a reçu le nom d'*endoplasme*. Cette membrane est la seule qui existe dans le plasmode des Myxomycètes, dans les myxamibes, ainsi que dans les zoospores ou spermatozoïdes des Algues et des Champignons. Dans toutes les autres cellules, on admet qu'une membrane analogue tapisse intérieurement la paroi cellulosique, et, lorsqu'on plasmolyse une cellule végétale (cellule épidermique d'*Iris germanica*, par exemple), le cytoplasme se détache de la paroi cellulosique et se contracte, au milieu de la cavité cellulaire, sous forme d'une masse sphérique parfaitement délimitée, comme s'il possédait une fine membrane externe.

A la suite des travaux de H. DE VRIES sur les phénomènes osmotiques des cellules végétales et de ceux de DONDERS et de HAMBURGER sur les phénomènes osmotiques des cellules animales, on a souvent donné à cette ligne de démarcation entre le cytoplasme et le milieu ambiant la valeur d'une membrane différenciée à laquelle on a attribué l'hémiperméabilité des cellules. Cependant, l'observation morphologique ne permet, en aucun cas, de mettre en évidence cette membrane par une coloration quelconque ; son existence en tant que membrane différenciée reste donc purement théorique (CHODAT et BOUBIER, LEPESCHKINE). De plus, certaines expériences sont défavorables à son existence. Rappelons que l'on a depuis longtemps montré que, lorsqu'on lèse un filament de *Vaucheria*, de manière à ce que sa membrane cellulosique déchirée laisse couler à l'extérieur des fragments du cytoplasme, on remarque que ceux-ci, se trouvant au contact de l'eau, prennent immédiatement la forme sphérique ; or, on constate, en même temps, qu'ils paraissent s'envelopper d'une fine membrane qui les sépare du milieu ambiant. Les expériences réalisées, grâce à la méthode de microdissection, par CHAMBERS, dans les cellules animales, ont démontré que le cytoplasme montre toujours à sa périphérie une zone plus réfringente qui résulte d'une condensation de sa substance et qui constitue une sorte de membrane. Lorsque l'on cherche à faire pénétrer l'aiguille à microdissection dans une cellule vivante, on constate que, si la pression qu'on exerce n'est pas trop forte, le cytoplasme forme, au point touché, une dépression, comme si une membrane élastique le séparait de l'instrument. Mais cette membrane ne possède pas une existence autonome et, si on la détruit sur une petite étendue, elle se répare aussitôt par condensation du cytoplasme au niveau de la blessure. Par la même méthode, W. SEIFRIZ a démontré l'existence, à la périphérie du plasmode des Myxomycètes, d'une membrane très extensible, susceptible de s'étendre et de

se rétracter avec la plus grande facilité et remarquablement résistante, qui est en somme une couche limitante de cytoplasme plus dense. Toutes les fois qu'on la déchire, il s'en forme immédiatement une nouvelle, quel que soit le milieu ambiant, air ou eau, et aussi longtemps que le cytoplasme reste vivant. Le même phénomène s'observe dans les tubes polliniques : si l'on déchire un tube pollinique, on voit que les masses cytoplasmiques qui s'en détachent s'entourent aussitôt d'une membrane. On peut donc conclure, de ces expériences, que tout fragment de cytoplasme, mis à nu, possède la propriété de se séparer immédiatement du milieu ambiant par une fine membrane et on conçoit que le cytoplasme puisse être divisé à l'extrême, comme, par exemple, dans le plasmode de *Badhamia* traversant un tampon d'ouate sans que toutes ses parties cessent d'être limitées par une fine membrane. Il semble donc démontré, en outre, que cette membrane n'est pas une membrane différenciée, de constitution spéciale, ainsi qu'on l'avait cru d'abord, mais une surface limitante, sorte de membrane physique résultant d'une condensation du cytoplasme dans sa zone de contact avec le milieu ambiant (1).

Les processus de la formation de cette membrane peuvent être rapprochés du fait bien connu que, dans un liquide complexe, toutes les molécules capables d'abaisser la tension superficielle s'accumulent dans la couche périphérique. Or, les protéides, abaissant la tension superficielle et se concentrant à la surface de leur solution aqueuse, constituent des pellicules visqueuses qui se reforment immédiatement quand on les déchire. Il arrive même que cette concentration en surface excède la solubilité maxima du corps considéré : celui-ci flocule alors et peut constituer une pellicule superficielle solide, tout à fait comparable à la membrane ectoplasmique.

Comme nous le verrons plus loin, certaines considérations d'ordre théorique ont cependant fait admettre à Overton, que la membrane ectoplasmique différait par sa constitution chimique du reste du cytoplasme, qu'elle serait essentiellement constituée par des lipoïdes. D'autres physiologistes, pour des raisons analogues, ont considéré cette membrane comme une sorte de mosaïque formée de particules lipoïdiques et de particules protéiques (Nathanson, Clowes). On a objecté qu'aucune donnée morphologique ne peut confirmer cette hypothèse, que les travaux de Mayer et Schaeffer, ainsi que ceux de Fauré-Fremiet, ont établi que le cytoplasme est un complexe lipo-protéique et que les lipoïdes sont répartis, par conséquent, dans toute la substance cytoplasmique. On a, cependant, de fortes raisons de penser que la pellicule ectoplasmique n'a pas la même constitution chimique que le reste du cytoplasme et qu'elle en diffère par une plus grande richesse en lipoïdes. En effet, dans un liquide complexe, les lipoïdes (lécithines, phytostérols, etc...), qui agissent plus fortement, sur la tension superficielle, que les protéides doivent, en vertu du prin-

1. Cette conclusion n'exclut pas que, dans certaines conditions, particulières une membrane cytoplasmique morphologiquement différenciée puisse exister à la surface des cellules ; il semble, en effet, que les *synapses* existant au niveau de certains plasmodesmes, c'est-à-dire en des lieux d'échanges entre cellules, représentent précisément de telles membranes (Cf. p. 383).

cipe de Gibbs, s'accumuler davantage à la surface, ce qui constitue un argument en faveur de l'existence d'une pellicule ectoplasmique plus riche en lipoïdes que le reste du cytoplasme (Niernstein, Hanstein, Czapek). Les travaux de Rayleigh, Devaux et Langmuir ont même montré que l'huile déposée dans de l'eau se dispose à la surface où elle forme une mince pellicule et que des molécules ont une orientation qui détermine une polarisation électrique peut-être comparable à celle que l'on rencontre dans la pellicule ectoplasmique.

PROPRIÉTÉS PHYSIOLOGIQUES DU CYTOPLASME

Le protoplasme est doué d'*irritabilité* ; d'après la définition de Sachs, l'irritabilité est le pouvoir des organismes vivants de réagir de telle ou telle manière sous les influences des plus diverses du monde extérieur. Cette propriété, à laquelle il a déjà été fait allusion et dont nous reparlerons plus loin d'une manière plus détaillée, est un phénomène très complexe qu'on qualifie de *physiologique* ou *biologique* parce que l'on ne connaît pas encore son mécanisme physico-chimique. Elle se manifeste par des réactions spécifiques en rapport avec la nature de telle ou telle cellule. Elle est commune à tous les constituants morphologiques de la cellule (noyau, chondriosomes), mais est surtout facile à observer sur le cytoplasme lui-même. L'une des réactions du cytoplasme, la plus répandue et la plus facile à constater, est la *motilité* ou *contractilité*, c'est-à-dire la propriété que possède le cytoplasme de changer de forme et de se déplacer.

Lorsque les cellules sont dépourvues de membrane squelettique, comme le sont les myxamibes et les plasmodes des Myxomycètes, cette motilité se traduit par des changements de forme et des déplacements. Si, par exemple, on examine, au microscope, un plasmode de Myxomycète, on voit qu'il se déplace continuellement, en formant des prolongements ou pseudopodes, qui s'avancent en rampant sur les corps étrangers et entraînent ainsi toute la masse qui semble attirée par eux. Ces pseudopodes s'effacent, tandis que d'autres se forment en des points voisins. D'autres cellules possèdent des expansions permanentes du cytoplasme sous forme de flagelles ou de cils vibratiles qui exécutent des mouvements de rotation et d'oscillation et agissent comme des organes locomoteurs.

Enfin, outre ces mouvements externes, le cytoplasme offre, le plus souvent, des mouvements internes découverts en 1774 par Corti, puis observés de nouveau ensuite par Treviranus, et qu'on a désignés sous le nom de *rotation*, *cyclose* ou *circulation* du cytoplasme.

Ces mouvements, dont nous avons déjà parlé, ont été souvent étudiés dans le plasmode des Myxomycètes. Comme nous l'avons dit, le cytoplasme des plasmodes est le siège de courants qui se manifestent par le déplacement rapide de granulations diverses ; les trabécules cytoplasmiques, minces et ramifiés, qui constituent la majeure partie des plasmodes sont ainsi formés par un cytoplasme coulant rapidement dans une direc-

tion quelconque; il se produit donc des courants parfois torrentiels comme le montrent les particules en suspension qui sont parfois si rapidement entraînées qu'il n'est plus possible de les distinguer. La vitesse et la direction de ces courants n'ont d'ailleurs rien de constant ; très rapide, pendant quelques minutes, dans un sens, un courant se ralentit peu à peu, pour reprendre ensuite soit dans la même direction, soit dans le sens contraire. Une particule vient-elle à obstruer le passage, de petits canaux collatéraux assurant la circulation se forment aussitôt de chaque côté de l'obstacle jusqu'au moment où ce dernier finit par être emporté ou disloqué en fragments aussitôt dispersés ; puis le torrent retrouve son lit normal. Ces courants se retrouvent dans la plupart des cellules végétales pourvues d'une paroi squelettique, où ils sont les seules manifestations de la motilité du cytoplasme. Ils sont très faciles à observer dans les cellules épidermiques des bractées membraneuses d'*Iris germanica* et des écailles du bulbe d'*Allium Cepa* (Guillermond). Ils se traduisent par des déplacements rapides des granulations lipoïdiques contenues dans le cytoplasme, granulations que l'on voit circuler dans les trabécules, allant du noyau au cytoplasme et inversement ; les chondriosomes, eux aussi, sont entraînés par ces courants, mais d'une manière beaucoup plus lente. Les cellules des feuilles d'*Elodea canadensis*, et les Champignons du genre *Saprolegnia* sont également très favorables à l'étude de ces mouvements. Dans les *Saprolegnia*, en dehors des mouvements de circulation, s'accusant par des déplacements de granulations lipoïdiques et

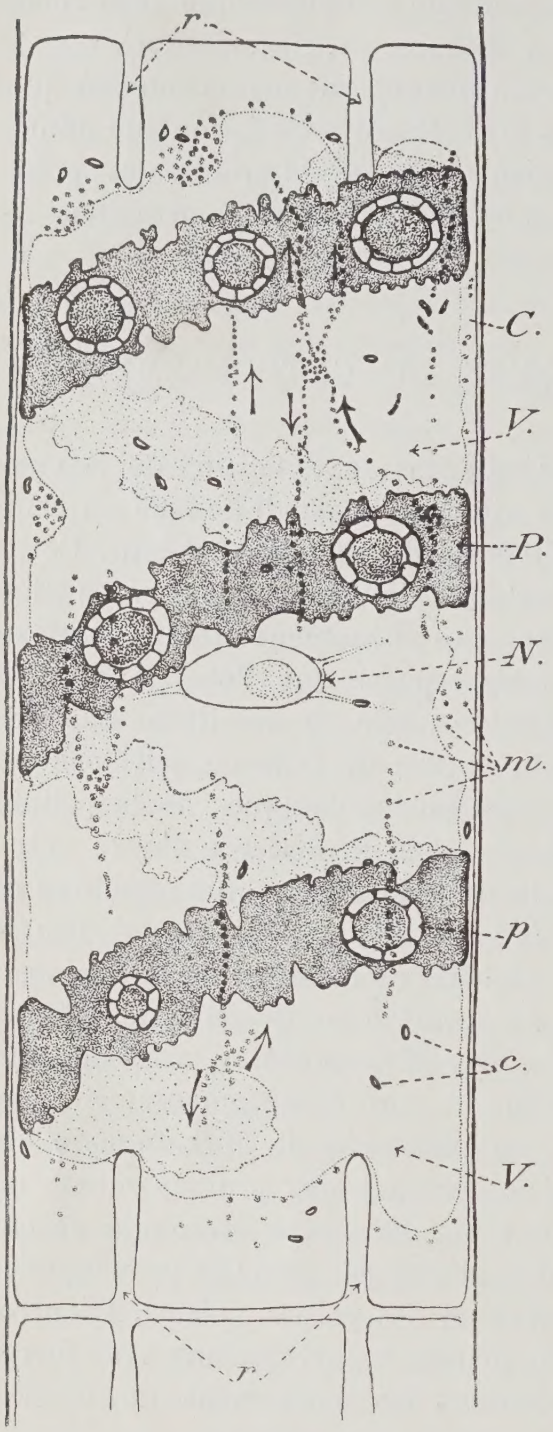


Fig. 11. — Cellule de Spirogyre. La figure, demi-schéma synthétique, s'applique à toutes les espèces de *Spirogyra* qui possèdent un seul chloroplaste par cellule et des parois transversales pourvues d'un repli circulaire (*r*, *r* : coupe optique de ce repli). P : chloroplaste spiralé ; *p* : couronne de grains d'amidon entourant un pyrénoïde. N : noyau (avec nucléole). C : cytoplasme dont les contours sont figurés par une ligne finement pointillée. *m* : mitochondries ou très courts chondriocontes (les flèches indiquent les directions dans lesquelles ils sont entraînés). *c* : corps cristallins réfringents (d'après Mangenot, 1930).

de chondriosomes, on constate aussi, parfois, des déplacements d'ensemble de toute une partie du cytoplasme, qui entraîne avec lui les noyaux et les vacuoles, mouvements qui semblent dus à une contractilité générale du cytoplasme. Ces mouvements peuvent être facilement observés dans des cultures sur chambre humide. Les observations de LAPICQUE et celles, plus récentes, de MANGENOT sur les Spirogyres en ont précisé l'allure générale : observées en lumière directe, les cellules de ces Algues montrent (fig. 11), un cytoplasme constitué par une substance hyaline qui, en dehors du chloroplaste en forme de ruban, dont on parlera plus loin, renferme, à l'état de suspension, des chondriosomes en forme de grains ou de courts bâtonnets disposés en file et fuyant vers l'une ou l'autre extrémité de la cellule (fig. 11, *m*) ; les chondriosomes de deux files voisines peuvent se diriger dans le même sens ou en sens inverse et alors ils se mêlent, dans une grande agitation, pour se disperser ensuite dans une ou plusieurs directions. Ces chondriosomes sont donc entraînés par des courants agitant la masse du cytoplasme, courants semblables à ceux du plasmode et qui se révèlent ainsi comme étant rapides et étroits. Ces courants constituent des veinules juxtaposées comparables, à certains points de vue, aux courants de convection agitant une masse liquide en voie d'échauffement. On distingue, en outre, dans le cytoplasme, des corpuscules réfringents (fig. 11, *c*) désignés par LAPICQUE, sous le nom de paillettes scintillantes et qui, selon MANGENOT, seraient des cristaux (1) ; ils présentent des mouvements tourbillonnaires très vifs. Enfin, en observant les parties profondes de la cellule, on voit, au centre, le noyau attaché aux parois par quelques tractus émanant du cytoplasme qui constitue, contre la face interne de la paroi, un mince revêtement entourant la vacuole. La limite entre le cytoplasme et la vacuole est constamment changeante ; le cytoplasme mouvant s'accumule, par exemple, en un point, formant une protubérance saillante dans la vacuole, protubérance qui s'efface aussitôt, tandis qu'une autre apparaît à quelque distance, puis se résorbe, et ainsi de suite.

Les mouvements du cytoplasme sont en relation avec les transformations physico-chimiques incessantes, qui se produisent dans le cytoplasme : arrivée de substances venues de l'extérieur, dislocation moléculaire de celles-ci, rejet d'autres substances à l'extérieur, combustions respiratoires. On comprend donc que la motilité du cytoplasme soit très irrégulière et qu'il y ait des moments où elle soit très intense et d'autres où elle se ralentisse notablement. Cette motilité est profondément modifiée par les influences extérieures qui retentissent sur l'intensité des phénomènes chimiques dont la cellule est le siège. La température, la lumière, les courants électriques, les chocs traumatiques interviennent en accélérant les mouvements du cytoplasme et sont capables de les provoquer là où ils n'existent pas. Divers agents chimiques aussi peuvent les accélérer.

1. Selon des observations récentes de Pierre DANGEARD, les paillettes scintillantes seraient des cristaux de sulfate de chaux localisés dans la vacuole et non dans le cytoplasme, notion qui semble confirmée par des recherches, plus récentes encore, de CHADEFAUD.

LE CYTOPLASMA VIS-A-VIS DES COLORANTS VITAUX ET DANS LES COUPES COLORÉES D'OBJETS FIXÉS.

Le cytoplasme est perméable à l'eau, mais peu perméable à certaines substances dissoutes dans l'eau, tant qu'il est vivant. Il devient, au contraire, très perméable à toutes les substances dissoutes dans l'eau une fois mort ; cela pourrait s'expliquer par le fait que le cytoplasme est, comme nous le verrons plus loin, à l'état de gel et qu'une fois mort, c'est-à-dire coagulé, les micelles, auparavant resserrées à sa périphérie et constituant sa membrane ectoplasmique, se relâchent et laissent passer très facilement les substances dissoutes dans le milieu ambiant.

Par conséquent, les colorants ne pénètrent pas, d'une manière générale, dans les cellules vivantes et ne peuvent colorer le contenu de celles-ci. Cependant, on connaît certains colorants, dits *vitaux*, tels que le rouge neutre, les bleus de méthylène, de toluidine, de crésyl et de Nil, qui ont la propriété de pénétrer dans les cellules vivantes et de se fixer dans les vacuoles. Ces colorants sont peu toxiques et, employés à doses très faibles, n'ont pas d'effets nuisibles sur les cellules. Ils produisent des colorations vitales. Mais ces colorants ne teignent pas le cytoplasme lui-même ; ils ne font que traverser le cytoplasme, dans lequel ils seraient réduits (c'est-à-dire transformés en composés moins oxygénés et incolores appelés *leucodérivés*), puis s'accumulent dans les vacuoles où le colorant serait régénéré par oxydation, au contact du suc vacuolaire (Parat). Le rouge neutre, cependant, dont le potentiel d'oxydo-réduction est inférieur à celui du cytoplasme, ne peut être réduit par celui-ci ; or, il ne paraît pas colorer le cytoplasme et Parat admet qu'il le traverse en produisant une coloration diffuse très fugace qui disparaît dès que le colorant s'est accumulé dans la vacuole. Peut-être n'est-il pas besoin de recourir, pour aucun de ces colorants, à ces explications hypothétiques : les colorants vitaux, en traversant le cytoplasme sans s'y accumuler, ne s'y trouvent pas, le plus souvent, dans un état de concentration tel qu'une teinte perceptible au microscope y soit réalisée. Tant que la cellule est en vie, le cytoplasme reste incolore, et seules, les vacuoles accumulent les colorants. Ce n'est qu'après la mort de la cellule que le cytoplasme se teint, mais, à ce moment, la vacuole perd sa coloration. Ces colorants peuvent s'accumuler aussi pendant la vie des cellules dans certaines inclusions lipoïdiques renfermant des acides gras à l'état de liberté. D'autres colorants vitaux (vert Janus, violets de Dahlia et de méthyle) pénètrent aussi dans les cellules vivantes et sont également réduits par le cytoplasme ; mais ils sont régénérés par les chondriosomes, sur lesquels ils se fixent. Le bleu d'indophénol, enfin, est capable de pénétrer dans les cellules vivantes et de se fixer sur les graisses et les essences (Zweibaum et Mangenot). Mais ces derniers colorants sont très toxiques et déterminent rapidement la mort des cellules.

Au contraire, la grande majorité des colorants ne pénètrent pas dans les cellules vivantes. Aussi, étant donné que les observations vitales ne suf-

fisent pas à l'étude de la structure cellulaire, les divers constituants de la cellule ayant entre eux une trop faible différence de réfringence pour être très distincts, et les colorants vitaux étant d'un emploi trop limité, a-t-on été obligé d'avoir recours à la méthode dite de *fixation*. Celle-ci consiste à fixer la cellule, c'est-à-dire à traiter son protoplasme par des mélanges chimiques appelés *fixateurs* qui le coagulent, tout en respectant autant que possible la structure qu'il présentait sur le vivant. Les objets ainsi préparés sont ensuite débités en coupes minces, puis celles-ci sont colorées. Une fois coagulé, le cytoplasme, devient, en effet, perméable à tous les colorants qui se fixent sur les différents éléments de la cellule selon leurs affinités. Le protoplasme semblant se comporter, ainsi qu'il sera montré plus loin, comme un hydrogel très légèrement alcalin, sa fixation, c'est-à-dire sa coagulation, ne peut être réalisée que par des réactifs acides ou par des déshydratants. On emploie le plus souvent des réactifs acides constitués par des acides faibles (acides acétique, picrique) ou même des acides forts (acides nitrique, trichloracétique) convenablement dilués et associés, dans la plupart des fixateurs, à des sels de métaux lourds (mercure, platine, osmium) ; tous les fixateurs présentent un *p*H inférieur à 3. En outre, des liquides neutres, comme l'alcool et le formol (1), peuvent agir comme fixateurs, car l'un et l'autre ont la propriété de précipiter les protéides : le premier par son action déshydratante, le second en s'unissant au protoplasme pour former des composés insolubles encore mal définis.

D'une manière générale, les fixateurs les plus acides, ceux à base d'acide acétique, et l'alcool, qui a une action trop fortement déshydratante, déterminent des coagulations brutales provoquant, dans le cytoplasme, des structures artificielles, grossièrement granulo-réticulaires, qui, comme nous le verrons, ont amené les anciens cytologistes à attribuer à celui-ci une structure réticulaire ou alvéolaire. Ces fixateurs ont, en outre, l'inconvénient de dissoudre les lipoïdes, qui sont parmi les constituants essentiels du cytoplasme. Ils paraissent mieux conserver le noyau, au moins dans ses phases de division. Les réactifs renfermant la substance acide à l'état très dilué, c'est-à-dire les fixateurs les moins acides, et surtout le formol, agissent avec plus de ménagements ; ils transforment le cytoplasme en un coagulum à grains très fins ; aussi ce dernier conserve-t-il, approximativement tout au moins, l'aspect homogène qu'il présente sur le vivant.

D'une manière générale, le cytoplasme fixé offre la propriété de se colorer seulement par les colorants acides d'aniline (éosine, érythrosine, vert lumière, etc...), ce qui le distingue du noyau qui, lui, prend les colorants basiques d'aniline. C'est en raison de cette propriété qu'on dit que le cytoplasme est *acidophile*, tandis que le noyau est *basophile*. Cette acidophilie du cytoplasme est généralement attribuée au fait que, dans les nucléoprotéides qui le constituent, les acides nucléiques seraient entièrement saturés par des protéides simples ; ces nucléoprotéides agiraient ainsi comme des bases vis-à-vis des colorants acides.

1. Le formol est d'ailleurs presque toujours acide, renfermant presque constamment un peu d'acide formique.

L'emploi des méthodes de coloration après fixation a amené beaucoup de cytologistes à admettre, contrairement à la description, devenue depuis classique, de DUJARDIN, l'existence dans le cytoplasme d'une organisation spéciale. Aussi, pendant longtemps, les cytologistes s'efforcèrent de rechercher cette structure, soit au moyen de colorations réalisées après fixation,soit par l'observation directe des cellules vivantes ; mais ils se sont heurtés à un double écueil. En fixant les cellules, ils déterminaient un bouleversement de l'architecture du cytoplasme qui, comme nous le verrons, est à l'état colloïdal, et provoquaient la formation d'images de coagulation. D'autre part, en observant les cellules vivantes par détachement d'épidermes, coupe ou dilacération de tissus dans des milieux artificiels, ils obtenaient des altérations du cytoplasme précédant sa mort.

Aussi, les cytologistes qui étudièrent cette question ne s'accordèrent-ils pas sur la structure qu'il fallait attribuer au cytoplasme et de nombreuses théories furent proposées, dont nous résumerons ici, d'une manière aussi succincte que possible, les principales, qui sont les suivantes :

1° *La théorie réticulaire*, d'après laquelle, le cytoplasme est formé de filaments anastomosés en réseau et immergé dans une matière plus fluide et moins réfringente (HANSTEIN, REINKE, STRASBURGER, CARNOY, etc...).

2° *La théorie filaire*, qui considère le cytoplasme comme constitué par une masse fluide dans laquelle baignent des filaments isolés les uns des autres et formés d'une matière plus consistante (FLEMMING, HABERLANDT).

3° *La théorie alvéolaire*, qui paraît avoir eu le plus d'adhérents et que certains cytologistes défendent toujours, d'après laquelle le cytoplasme serait formé par un assemblage de petits alvéoles, pressés les uns contre les autres, à parois plus compactes et contenant dans leur intérieur une substance plus fluide (BÜTSCHLI, CRATO).

4° *La théorie sphérulaire*, de KÜNSTLER, d'après laquelle le cytoplasme serait constitué par une infinité de sphérules protéiques de très petite taille, à enveloppe dense et à contenu semi-fluide et qui constitueraient les unités morphologiques essentielles des êtres vivants ; les cellules n'étant que des individualités de second odre.

5° *La théorie granulaire de* ALTMANN qui suppose que le cytoplasme serait formé par un très grand nombre de petits corps en forme de grains isolés ou réunis en chaînettes, ayant l'aspect de Bactéries et désignés sous le nom de *bioblastes*, dans une substance fondamentale homogène.

D'après ALTMANN, ces bioblastes seraient des unités morphologiques et physiologiques, capables de se diviser et d'avoir une vie indépendante ; elles seraient homologables aux Bactéries qui, elles, représenteraient des bioblastes indépendants.

Ajoutons que certains cytologistes admettaient que toutes ces structures pouvaient se rencontrer dans une même cellule et ne représentaient, par conséquent, que des états fonctionnels du cytoplasme.

Cependant, les recherches de HENNEGUY, SCHWARTZ, A. FISCHER, CHODAT, etc. avaient montré, depuis longtemps, que les fixateurs différents donnent autant de structures différentes, la plupart des structures dé-

crites dans le cytoplasme n'étant que des artifices provoqués par les fixateurs.

Dès 1908, l'emploi de techniques nouvelles de fixation, dites *mitochondriales*, produisant une coagulation moins brutale, et une conservation meilleure des lipoïdes de la cellule, amenèrent les cytologistes à revenir, à la vieille opinion de DUJARDIN, et à admettre que le cytoplasme est homogène, mais renferme en suspension les éléments dont nous avons parlé antérieurement sous le nom de chondriosomes. Les observations vitales de FAURÉ-FREMIET, sur les Protozoaires (1910), celles de GUILLIERMOND sur les cellules végétales (1913-1919) et, enfin, les observations réalisées sur les cellules des Métazoaires par l'emploi des cultures de tissus (R. et H. LEWIS, G. LEVI, etc.), ont pu confirmer ces résultats et montrer que le cytoplasme, examiné dans de bonnes conditions, se présente toujours sous forme d'une substance homogène et translucide, contenant en suspension de nombreux chondriosomes légèrement plus réfringents. En même temps que se poursuivaient ces travaux, l'usage de l'ultramicroscope avait conduit les physiologistes à admettre, dès 1904, que le cytoplasme est à l'état colloïdal et, en 1908, A. MAYER et SCHAEFFER ont pu, pour la première fois, définir la constitution physique du cytoplasme et démontrer que ce dernier apparaît toujours *optiquement vide* à l'ultramicroscope et présente le caractère d'un hydrogel fluide. Dès lors, il ne pouvait donc plus être question pour le cytoplasme d'une autre structure que celle inhérente à sa constitution physique.

Toutes les théories proposées sur la structure du cytoplasme sont donc aujourd'hui périmées et n'ont plus qu'un intérêt historique. Il est facile de comprendre, maintenant que l'on connaît son état colloïdal, combien le cytoplasme est fragile. La plupart des fixateurs déterminent la désorganisation des chondriosomes en dissolvant leurs lipoïdes, en même temps qu'ils provoquent la coagulation du gel cytoplasmique, coagulation se traduisant par la formation de ces réseaux qui ont servi de base à la théorie réticulaire. D'autre part, l'observation vitale, exigeant le plus souvent des coupes ou des dilacérations de tissus, examinés ensuite dans des milieux artificiels et dans des conditions défectueuses, produit une perturbation dans l'équilibre si instable du système colloïdal que représente le cytoplasme et détermine des altérations plus ou moins importantes. Il a été démontré que les structures sphérulaires et alvéolaires sont précisément le résultat d'une altération des chondriosomes, qui se gonflent et se transforment en sphérules et en grosses vésicules. Quant aux théories filaire et granulaire, nous verrons plus loin qu'elles reposent en grande partie sur des faits exactement observés, mais mal interprétés. Des observations vitales réalisées depuis sur des Champignons examinés dans leur milieu de culture ou sur des feuilles de plantes aquatiques examinées aussi dans leur propre milieu, sur les bractées membraneuses d'*Iris* préservées de toute altération par leur cuticule imperméable ont beaucoup enrichi nos connaissances sur le cytoplasme (GUILLIERMOND).

Il est donc définitivement démontré actuellement que le cytoplasme

est un hydrogel dont nous étudierons plus loin les caractères physiques et se présente sous l'aspect d'une substance translucide et parfaitement homogène. Cependant, les travaux modernes de Cytologie réalisés, soit par les techniques spéciales dites *mitochondriales*, soit par l'observation directe des cellules vivantes, avec ou sans coloration vitale, ont démontré la présence constante dans le cytoplasme de toute cellule d'un chondriome et de vacuoles, éléments dont nous avons parlé précédemment et qui feront l'objet des chapitres suivants.

ROLE DU CYTOPLASME

Diverses expériences, que nous exposerons plus loin, ont démontré que le cytoplasme et le noyau sont solidaires l'un de l'autre : une cellule énucléée n'assimile plus et ne tarde pas à mourir ; d'autre part, un noyau dépourvu de cytoplasme est incapable de vivre. La vie résulte donc de l'action réciproque du noyau et du cytoplasme. Il semble également, bien qu'aucune expérience n'ait encore pu être réalisée sur ce point, que les chondriosomes sont également indispensables au fonctionnement de la cellule : le rôle que jouent les plastes dont nous parlerons plus loin et qui sont une catégorie spéciale de chondriosomes, dans les phénomènes d'assimilation, démontre leur importance. Toutefois, en l'état actuel de la Science, il n'est pas possible de préciser les rôles respectifs de ces trois constituants permanents de la cellule et spécialement du cytoplasme.

On sait toutefois que le cytoplasme absorbe les aliments qu'on lui fournit et qu'il les transforme ; mais seuls un très petit nombre de produits résultant de ces transformations sont décelables dans la cellule, le uns localisés dans le cytoplasme, ou dans les vacuoles les autres dans les chondriosomes ; nous assistons également à la disparition de ces produits sans qu'il soit jamais possible d'observer des images se rapportant au métabolisme intermédiaire de ces produits et permettant d'éclairer la nature de celui-ci. Ainsi, le morphologiste ne peut découvrir le moindre indice qui soit utilisable à titre de repère par le physiologiste : la plupart des fonctions du cytoplasme, comportant sans doute exclusivement des phénomènes d'ordre micellaire, dépendant de sa constitution colloïdale, ne sont donc pas décelables. D'autre part, les rôles du cytoplasme sont trop nombreux et leur substratum est trop petit et trop fragile pour que le physiologiste soit en mesure d'expérimenter utilement. On doit cependant admettre que le cytoplasme joue un grand rôle dans la mise en dépôt des multiples inclusions paraplasmiques (protéides, graisses, sucres, glycogène, tanins, alcaloïdes, essences et autres substances) qui s'accumulent en son sein, et des formations métaplasmiques, telles que les membranes cellulosiques. On doit supposer qu'il assure l'élaboration des diastases permettant les transformations chimiques de tous ces corps et préside à ces innombrables réactions, qu'il contrôle l'entrée dans le protoplasme des subs-

tances provenant du milieu extérieur et le mouvement inverse de sortie, qu'il règle l'hydratation du protoplasme et, d'une manière générale, qu'il est l'agent essentiel de toutes les fonctions caractéristiques de la matière vivante. Toutefois, comme le cytoplasme ne représente pas, à lui seul, toute la matière vivante et comme le fonctionnement de la cellule dépend de l'activité réciproque du noyau, du chondriome et du cytoplasme, il est impossible, actuellement, de se faire une idée de la part propre revenant à chacun de ces trois constituants de la matière vivante.

CHAPITRE III

LE CHONDRIOME

APERÇU HISTORIQUE ET DÉFINITIONS

Travaux d'Altmann. — On a vu que toutes les théories relatives à la structure du cytoplasme sont aujourd'hui périmées : les structures décrites par les auteurs correspondent aux figures de coagulation du cytoplasme sous l'influence des fixateurs ou à des altérations survenues pendant l'observation vitale. Parmi ces théories, cependant, il en est deux qui reposent sur des faits exactement observés; ce sont la théorie filaire de Flemming et la théorie granulaire d'Altmann. Flemming avait observé, dans le cytoplasme des cellules vivantes des Animaux, la présence de filaments indépendants les uns des autres dans une substance plus hyaline. D'autre part, Altmann, à l'aide d'une technique spéciale, était arrivé à mettre en évidence, dans le cytoplasme des cellules animales les plus diverses, la présence de petits organites dont les formes de grains, simples ou associés en chaînettes, rappelaient les Bactéries. Ce savant avait remarqué que ces organites, qu'il nommait *bioblastes*, avaient le pouvoir de se diviser et il leur attribuait la valeur d'unités morphologiques et physiologiques intracellulaires. Il les assimilait aux Bactéries et admettait que celles-ci n'étaient autre chose que des bioblastes vivant d'une manière indépendante, c'est-à-dire représentaient pour la cellule ce que représente un organisme unicellulaire vis-à-vis d'un organisme pluricellulaire. Il comparaît la cellule avec ses bioblastes à une colonie de Bactéries vivant en zooglée, considérant la substance fondamentale du cytoplasme comme équivalant à la matière mucilagineuse d'une zooglée. L'étrangeté de cette théorie fit que les cytologistes ne prirent pas en considération les bioblastes d'Altmann ; ceux-ci furent regardés comme des artifices de préparation et restèrent longtemps dans l'oubli.

Découverte des chondriosomes dans les cellules animales. — Ce n'est que beaucoup plus tard que les travaux d'un certain nombre d'auteurs, en particulier de Benda, Meves, Regaud et Fauré-Fremiet, démontrèrent à l'aide de techniques spéciales, voisines de celles employées par Altmann, la présence constante, dans le cytoplasme des cellules animales,

de petits organites de formes et de dimensions assez analogues à celles des Bactéries, organites qui furent identifiés aux bioblastes d'Altmann et, en partie aussi, aux filaments de Flemming. Ces éléments, dont la largeur ne dépasse pas 0,5 à 1 μ, ont été désignés par Benda (1904) sous le nom de *chondriosomes*, par Meves (1910) sous celui de *plastosomes*. Ils offrent tantôt la forme de grains, appelés *mitochondries* (Benda, 1897), tantôt celle de bâtonnets ou de longs filaments onduleux, qui ont reçu, de Meves (1907), le nom de *chondriocontes* (fig. 12). Ces diverses formes peuvent passer de l'une à l'autre ; le grain est susceptible de s'allonger en bâtonnet, puis en

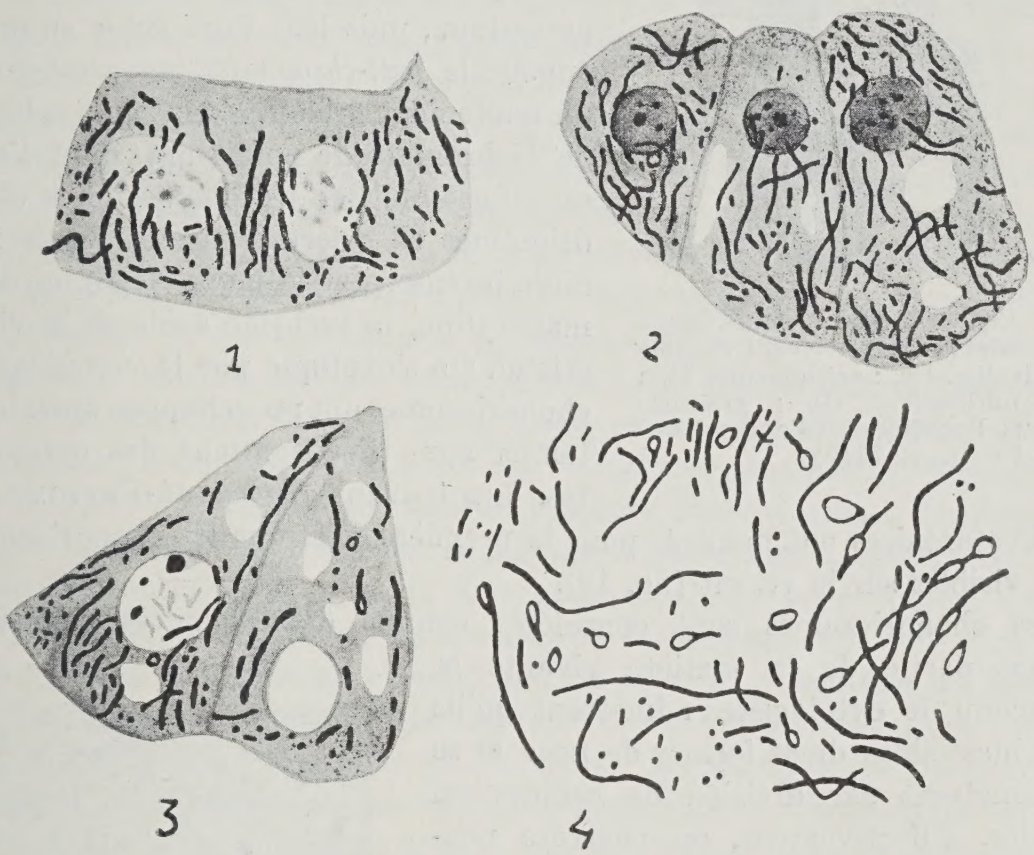


Fig. 12. — Chondriome de diverses cellules animales. — 1. Cellules du rein de la Grenouille. — 2. Cellules hépatiques de la Grenouille. — 3. Cellules glandulaires à mucus des glandes muqueuses de la bouche de l'Homme. — 4. Chondriome du foie de Grenouille (Guilliermond, 1921).

filament, et le filament peut, à son tour, se dissocier en grains. Meves a désigné, sous le nom de *chondriomites*, les mitochondries assemblées en chaînette ; il a été reconnu ensuite que cette forme, très rare, représente parfois une figure transitoire résultant de la segmentation de chondriocontes, mais correspond, plus souvent encore, à une simple altération des chondriocontes provoquée par l'action du fixateur (G. Levi). Meves a proposé de donner les noms de *chondriome* (1908), ou *plastome* (1910), au système formé par l'ensemble des chondriosomes d'une même cellule (fig. 12).

Les recherches de Regaud, Fauré-Fremiet, A. Mayer et Schaeffer, ont établi que les chondriosomes sont constitués par un complexe lipo-

protéique dans lequel les lipoïdes dominent. Les chondriosomes sont profondément altérés par tous les fixateurs renfermant de l'acide acétique ou de l'alcool, c'est-à-dire par tous ceux que l'on employait jusqu'alors, parce que ces produits dissolvent les lipoïdes auxquels les chondriosomes doivent leurs affinités pour certains colorants. Il faut donc, pour les conserver, fixer les cellules par des liquides chromo-osmiques ou des mélanges de formol et de bichromate de potassium, puis leur faire subir ce qu'on appelle la *post-chromatisation*, c'est-à-dire un traitement prolongé dans une solution de bichromate de potassium, dont l'effet est d'insolubiliser les lipoïdes. Les chondriosomes se colorent ensuite, d'une manière intense, par la laque ferrique d'hématoxyline, la fuchsine acide et le violet cristal. On s'explique par là comment les chondriosomes ont pu échapper aussi longtemps aux investigations des cytologistes. Les travaux de FAURÉ-FREMIET sur les Protozoaires ont montré, pour la première fois, que les chondriosomes sont visibles sur le vivant (fig. 13).

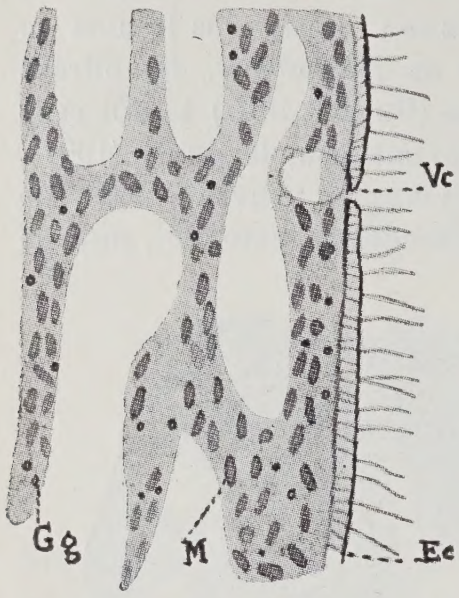


FIG. 13. — Chondriosomes dans *Loxodes rostrum*. — Vc. : vacuole pulsatile. Ec. : ectoplasme. M. : chondriosomes. Gg : granulations lipoïdiques (d'après FAURÉ-FREMIET, 1910).

Les chondriosomes sont considérés comme des organites cellulaires faisant partie de la matière vivante et beaucoup de cytologistes admettent qu'ils sont incapables de se former *de novo* et se transmettent par division de cellules en cellules. Effectivement, on constate pendant la mitose une répartition des éléments du chondriome entre les deux cellules-filles et l'on a pu observer (fig. 14) des stades très nets de division des chondriosomes (FAURÉ-FREMIET).

FIG. 14. — Chondriosomes en voie de division dans *Spirostomum ambiguum* (d'après FAURÉ-FREMIET, 1910).

On attribue aux chondriosomes un rôle important dans l'élaboration de certains produits de la cellule. On a admis que les chondriosomes participeraient à la formation des grains de zymogène, des protéides de réserve et des graisses, qui naîtraient à leur intérieur (REGAUD), et qu'elles serviraient, enfin, de substratum à divers pigments (A. PRENANT et son école). Toutefois, ce rôle n'a pas été suffisamment vérifié et des observations vitales récentes n'ont pas permis de le confirmer (W. H. et M. R. LEWIS, G. LEVI, PARAT, etc.). Il a donc été certainement très exagéré.

Découverte des chondriosomes dans les cellules végétales et leurs relations avec les plastes. — Les recherches de MEVES, SMIRNOW, DUESBERG et HOVEN, NICOLOSI-RONCATI, BONAVENTURA, ont démontré, ensuite, la présence, dans les cellules végétales, de chondriosomes semblables à ceux mis en évidence dans les cellules animales. Mais ce n'est que plus tard (1910-1912) que la question des chondriosomes dans les cellules végétales entra dans une phase nouvelle, grâce aux travaux simultanés de PENSA, de LEWITSKY, et surtout de GUILLIERMOND, qui ont démontré une relation entre les chondriosomes et les plastes.

Sous le nom de *plastes*, *plastides* ou *leucites*, on désigne de petits organites de nature protéique, que l'on rencontre dans le cytoplasme des cellules des Végétaux chlorophylliens. Ces organites, bien connus grâce aux beaux travaux de William SCHIMPER et d'Arthur MEYER, se présentent, selon ces auteurs, dans les cellules dépourvues de chlorophylle, sous forme de corps ronds ou fusiformes appelés *leucoplastes*, *leucoplastides*, *trophoplastes*, *amyloplastes* ou *leucoleucites*, ayant la propriété d'élaborer dans leur intérieur de l'amidon, de la chlorophylle, des pigments xanthophylliens et carotiniens et des cristalloïdes protéiques. Originellement à l'état de leucoplastes dans les cellules embryonnaires des Phanérogames, ces organites se transforment, dans les tissus verts, en gros corpuscules remplis de chlorophylle, connus sous les noms de *chloroplastes*, *autoplastes*, *chloroplastides* ou *chloroleucites*, lesquels peuvent toujours élaborer dans leur intérieur des grains d'amidon. Dans les tissus incolores (racines, épidermes), ils restent, au contraire, à l'état de leucoplastes offrant la propriété d'élaborer de l'amidon et il résulte des travaux de W. SCHIMPER et d'A. MEYER, que les grains d'amidon ne naissent jamais dans le cytoplasme lui-même, mais sont toujours le produit de l'activité des chloroplastes ou des leucoplastes. Enfin, dans les fleurs et les fruits, les leucoplastes peuvent se charger de pigments jaunes ou rouges du groupe de la xanthophylle ou du carotène et sont alors désignés sous le nom de *chromoplastes*, ou *chromoplastides*, ou *chromoleucites* (1).

W. SCHIMPER et A. MEYER ont admis que les plastes sont des organites doués, comme le noyau, de la propriété de se diviser et incapables de se former *de novo*. Ainsi, selon ces auteurs, ils conserveraient leur individualité au cours du développement ; ils existeraient dans l'œuf à l'état de petits leucoplastes et, de là, se transmettraient, par division, de cellules en cellules. Toutefois, ces savants n'ont pu fournir aucune preuve de cette théorie, en ce qui concerne les Phanérogames, et ont été obligés de l'appuyer exclusivement sur le cas des Algues vertes, qui renferment de

1. Le terme de *leucite*, créé par VAN TIEGHEM, dès le début de l'année 1882, a une incontestable priorité sur celui de *plaste*, proposé un peu plus tard, la même année, par ERRERA (amyloplaste), puis par A. MEYER (trophoplastes). Cependant il n'a pas de signification précise et implique la nécessité d'employer les noms de chloroleucites et chromoleucites (corps blancs verts et corps blancs colorés) qui se contredisent. Au contraire le terme de plaste indique le rôle de ces organites (corps formateurs). Quant au terme de plastide, créé également la même année par W. SCHIMPER, il offre l'inconvénient de prêter à confusion, car le mot est employé par certains biologistes comme synonyme de cellule.

la chlorophylle à tous les stades de leur développement et dans lesquelles Schmitz a montré l'existence permanente de chloroplastes se transmettant, par division, de cellules en cellules. Mais on pouvait objecter que, dans ces Algues, les chloroplastes, souvent appelés *chromatophores*, sont généralement des organites beaucoup plus différenciés que les chloroplastes des Végétaux supérieurs et dont l'homologation avec ceux-là restait discutable.

Jusqu'en 1910, on ne connaissait, en effet, aucune méthode de fixation permettant de conserver et de colorer, sur coupes, les plastes des Végétaux supérieurs et l'on était obligé de se borner à des observations vitales réalisables dans les cellules adultes, mais difficiles, sinon impossibles, dans les cellules embryonnaires. Aussi, les conclusions de W. Schimper et d'A. Meyer, insuffisamment établies, furent-elles contestées par de nombreux botanistes qui ne parvinrent pas à mettre en évidence la présence de leucoplastes dans les cellules embryonnaires et furent amenés à supposer que ces organites résulteraient d'une différenciation du cytoplasme. D'autre part, on ne put réussir, dans de nombreux cas, à confirmer la formation de l'amidon aux dépens des leucoplastes ; Belzung alla même jusqu'à contester l'existence de ceux-ci et à admettre que l'amidon prend naissance directement au sein du cytoplasme. La question de l'origine des plastes et de la formation de l'amidon restait donc, comme on le voit, pleine d'obscurité.

Par une méthode d'imprégnation argentique (méthode de Golgi), A. Pensa montra, pour la première fois (1910), que les chloroplastes se forment dans l'ovaire de Tulipe, à partir d'éléments filamenteux qui ressemblent beaucoup aux chondriosomes des cellules animales, mais qu'il n'osa pas assimiler à ces derniers. De son côté, Lewitsky (1911) constata le même fait dans le bourgeon d'*Asparagus officinalis*, à l'aide des techniques mitochondriales, et admit que les plastes dérivaient des chondriosomes : considérant ceux-ci comme des éléments se formant *de novo* par différenciation du cytoplasme, il conclut donc que les plastes n'ont pas le caractère d'individualités permanentes, contrairement à la conception de W. Schimper et A. Meyer. A la même époque (1911), les travaux de Guilliermond ont démontré l'existence constante de chondriosomes dans les cellules végétales les plus diverses ; cet auteur s'attacha à établir que ces chondriosomes présentent les mêmes caractères histochimiques que ceux mis en évidence dans les cellules animales et doivent leur être identifiés. Enfin, en suivant l'évolution du chondriome dans les Phanérogames, Guilliermond a pu fournir la preuve que les plastes dérivent toujours de la différenciation de chondriosomes et a fait ressortir, en même temps, ce fait important que les plastes, une fois différenciés, conservent les mêmes caractères histochimiques que ces derniers, ce qui permet de les observer avec une grande précision à tous les stades du développement des cellules. Ainsi, on possédait pour la première fois, avec les techniques mitochondriales, une méthode précieuse permettant de fixer et de colorer les plastes. On conçoit, dès lors, que l'emploi de ces techniques devait réaliser un très grand progrès dans cette question encore si confuse.

Pour bien comprendre l'évolution du chondriome telle que l'a décrite Guilliermond dans les Phanérogames, il est nécessaire de donner quelques explications sur le développement de ces plantes. Rappelons d'abord que l'embryon issu de l'œuf commence à se différencier pendant la matu-

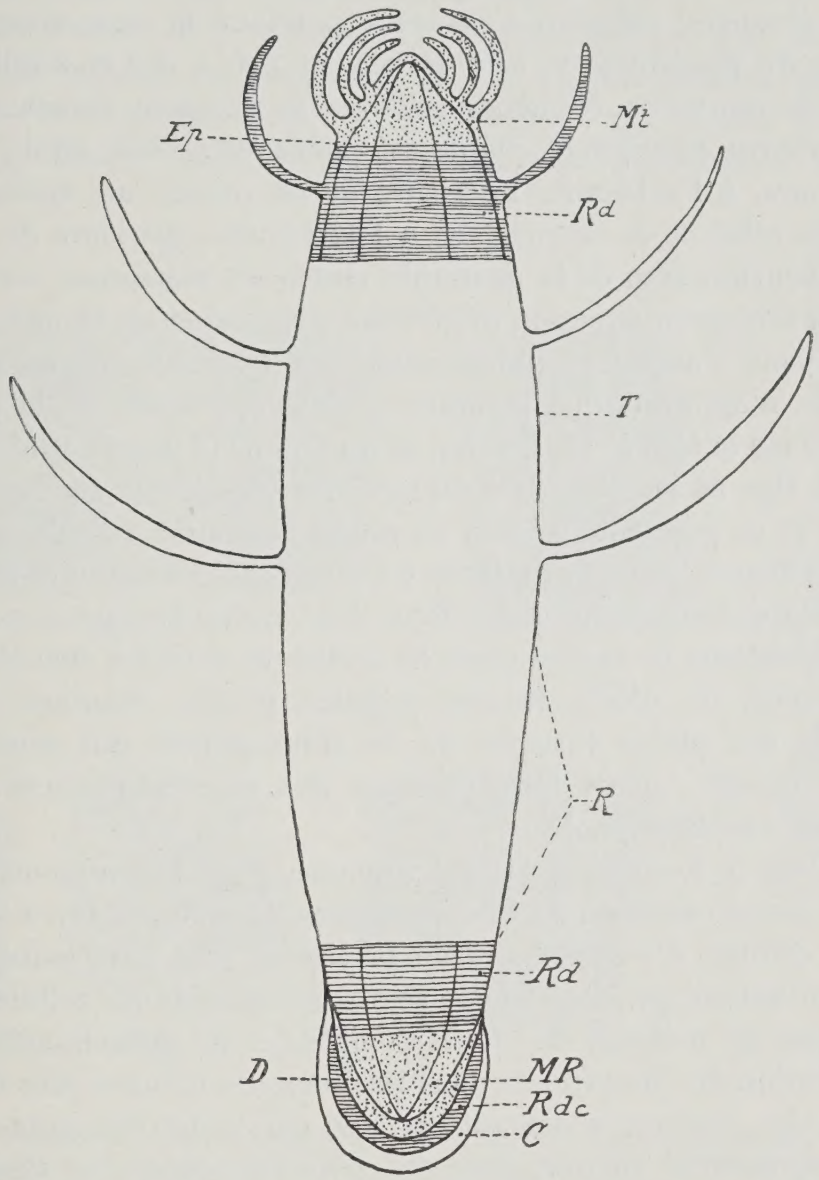


Fig. 15. — Schéma représentant une Phanérogame. A la partie supérieure, le bourgeon terminal de la tige et ses diverses parties : Mt, méristème terminal ; Ep, assise externe destinée à former l'épiderme (*dermatogène*) ; le *périblème*, sous-jacent, donnera naissance à l'écorce et, dans l'axe même de l'organe, le *plérome* sera l'origine du cylindre central. Rd : région où les tissus se différencient. T : tige différenciée, avec ses feuilles. — A la partie inférieure, le sommet de la racine et ses diverses parties : MR : méristème terminal ; Rdc : région de différenciation de la coiffe ; C : coiffe ; D : dermatogène ; Rd : région de différenciation de la tige ; R : racine différenciée.

ration de la graine, puis arrête son développement lorsque celle-ci passe à l'état de maturité. Dans la plantule en germination, c'est-à-dire l'embryon en voie de développement, on trouve à la partie supérieure de la tige, et, à la partie inférieure de la racine (fig. 15), un tissu indifférencié nommé *méristème* ou *point végétatif*, constitué de cellules embryonnaires se multipliant

sans cesse pour former de nouvelles cellules qui se différencient de bas en haut dans la racine, de haut en bas dans la tige, et constituent ainsi les divers tissus de la plante. Le méristème de la tige forme, en outre, de nombreuses ébauches de feuilles, très rapprochées les unes des autres ; celles-ci le recouvrent et tout cet ensemble constitue un bourgeon, appelé *gemmule*. Les ébauches foliaires s'espacent pendant la croissance de la tige aux dépens du méristème et se différencient peu à peu en feuilles adultes, tandis que de nouvelles ébauches foliaires se forment constamment à la partie supérieure. Lorsque la plante est parvenue à l'état adulte, elle conserve toujours, à l'extrémité inférieure de sa racine, un méristème, continuation de celui de la radicule, et, à l'extrémité supérieure de sa tige, un bourgeon, continuation de la gemmule. Grâce au méristème terminal de la racine et au bourgeon, avec son méristème terminal et ses ébauches foliaires, la plante peut s'accroître indéfiniment en longueur. Ajoutons que la chlorophylle n'apparaît que pendant le développement de la plantule, et seulement dans la tige et les feuilles, et que, dans la plante adulte, le méristème de la tige et les ébauches foliaires les plus jeunes sont généralement dépourvus de ce pigment; celui-ci ne prend naissance que dans les tissus en voie de différenciation de la tige et dans les feuilles les plus développées du bourgeon. Rappelons, enfin, que la fleur n'est qu'un bourgeon modifié, dans lequel le méristème de la tige cesse de croître et dont les ébauches foliaires se transforment en pièces florales (sépales, pétales, étamines, carpelles : certaines de ces pièces forment de la chlorophylle, qui peut d'ailleurs disparaître ensuite, pour faire place à des pigments rouges ou jaunes : carotène ou xanthophylle).

En étudiant la formation des chloroplastes dans le bourgeon et la gemmule d'un grande nombre de Phanérogames, Guilliermond a montré que toutes les cellules du méristème de la tige et des plus jeunes ébauches foliaires renferment un chondriome semblable à celui des cellules animales, constitué par un mélange de chondriocontes et de mitochondries. En suivant l'évolution du chondriome dans les ébauches foliaires plus développées et dans la tige, l'auteur a constaté qu'une partie des éléments de ce chondriome, représentée surtout par des chondriocontes, se transforme en chloroplastes, tandis qu'une autre partie ne prend pas part à ce phénomène et subsiste dans les cellules à l'état de chondriosomes indifférenciés (fig. 16). Guilliermond retrouva, d'autre part, dans les cellules du méristème de la racine, un chondriome semblable à celui du méristème de la tige et constata que, pendant la différenciation cellulaire, une partie des chondriosomes qui le constituent, sans modifier leurs formes et leurs dimensions, élaborent dans leur intérieur des grains d'amidon, et se comportent, par conséquent, comme des leucoplastes amylogènes, tandis que les autres restent inactifs (fig. 17 et fig. 18). Dans certaines plantes, cependant, les chondriosomes actifs qui correspondent aux leucoplastes, bien que ne modifiant pas leurs formes, augmentent légèrement de dimension avant d'élaborer de l'amidon, ce qui permet de les distinguer des autres (fig. 17, *8* et *9*).

Enfin, dans la racine de la Carotte, et dans les épidermes de fleurs et des

fruits, GUILLIERMOND a démontré que les pigments xanthophylliens et carotiniens se forment, soit directement aux dépens d'un certain nombre de chondriosomes des cellules embryonnaires, soit dans l'intérieur de corpuscules plus gros, semblables aux chloroplastes et dérivant eux-mêmes d'une partie des éléments du chondriome.

Il résultait donc des travaux de GUILLIERMOND que les plastes ne représentent qu'une certaine catégorie de chondriosomes, spécialisés en vue d'une fonction déterminée et différenciés aux dépens des chondriosomes des cellules embryonnaires. Mais, contrairement à l'opinion de

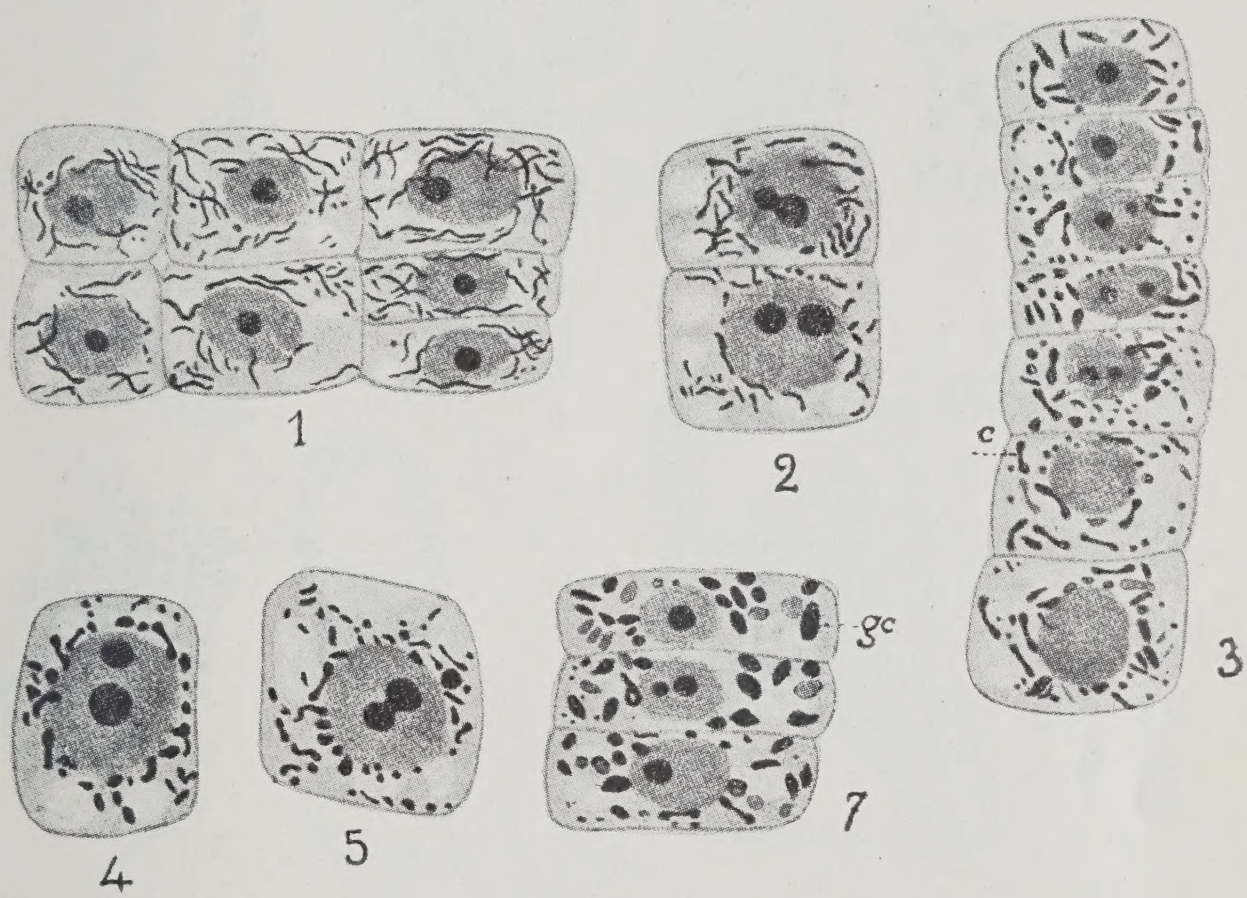


FIG. 16. — Formation des chloroplastes dans une jeune feuille de la gemmule d'Orge. — 1. Cellules du méristème basal d'une jeune feuille, avec leur chondriome. — 2. Cellules de la région où commence la différenciation : un certain nombre de chondriosomes, destinés à former les chloroplastes, s'épaississent. — 3 à 5. Différenciation des chloroplastes (*c*) aux dépens d'une partie des chondriosomes. — 7. Cellules de la région différenciée avec chloroplastes (*gc*) définitivement formés (Méthode de Regaud, d'après GUILLIERMOND, 1911).

LEWITSKY, GUILLIERMOND montre que les chondriosomes sont des organites permanents du protoplasme, ne se formant que par division de chondriosomes préexistants et conservant leur individualité au cours du développement. GUILLIERMOND confirmait donc la théorie de W. SCHIMPER et de MEYER, mais en l'élargissant, et en montrant que les plastes dérivent non de plastes préexistants, mais de la différenciation d'organites permanents de la cellule, d'un caractère beaucoup plus général et communs aux cellules animales et végétales : les chondriosomes.

Cependant, les recherches entreprises, en même temps, par un certain

nombre de botanistes, dans les groupes inférieurs des Végétaux chlorophylliens apportèrent des faits difficilement conciliables avec les conclusions de GUILLIERMOND. Dans ces Végétaux (Algues, Bryophytes), en effet, la chlorophylle, au lieu de n'apparaître qu'à un stade déterminé du développement et dans certains tissus seulement, peut exister, d'une manière permanente dans toutes les cellules, y compris dans l'œuf. Or, les recherches

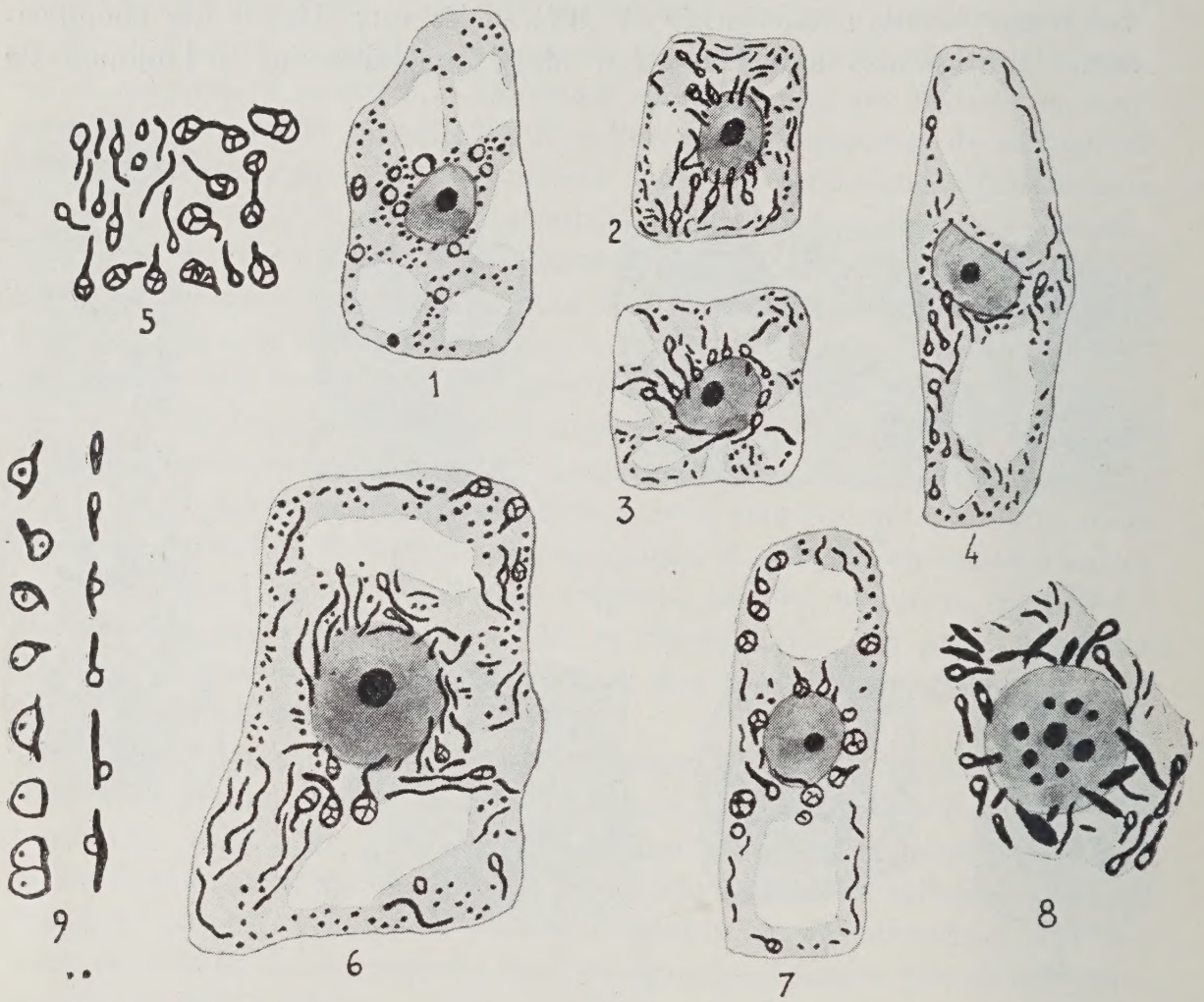


FIG. 17. — 1. Cellule d'un tubercule jeune de Pomme de terre, avec grains d'amidon en formation au sein de mitochondries. — 2, 3, 4. Cellules d'un méristème d'une racine jeune de Ricin, avec chondriocontes élaborant des grains d'amidon. — 5. Divers stades de la formation de grains d'amidon composés au sein de chondriocontes (racine de Ricin). — 6 et 7. Formation de grains d'amidon composés au sein de chondriocontes (racine de Haricot). — 8. Partie de cellule d'une racine de *Phajus grandifolius* avec le noyau, entouré de leucoplastes fusiformes dont quelques-uns produisent des grains d'amidon. — 9. Stades successifs de la formation des grains d'amidon au sein de leucoplastes dans la racine de *Phajus grandifolius* (Méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1912).

poursuivies, à l'aide des méthodes mitochondriales, dans ces Végétaux, ont démontré la coexistence, dans toutes les cellules (Cf. fig. 11), de petits chondriosomes et de gros chloroplastes ; ceux-ci se transmettent par division de cellules en cellules, à partir de l'œuf, et ne présentent donc aucun lien génétique avec les chondriosomes (RUDOLPH, SCHERRER, SAPEHINE).

D'autre part, BOROWIKOV a réussi, par l'emploi de la force centrifuge, sur

des cellules en voie de division d'Algues, de Mousses et même de quelques plantes supérieures, à obtenir des cellules dépourvues de chloroplastes. Il a constaté que ces cellules, dépourvues de chloroplastes, mais contenant un noyau, vivent assez longtemps, sans former cependant de nouveaux

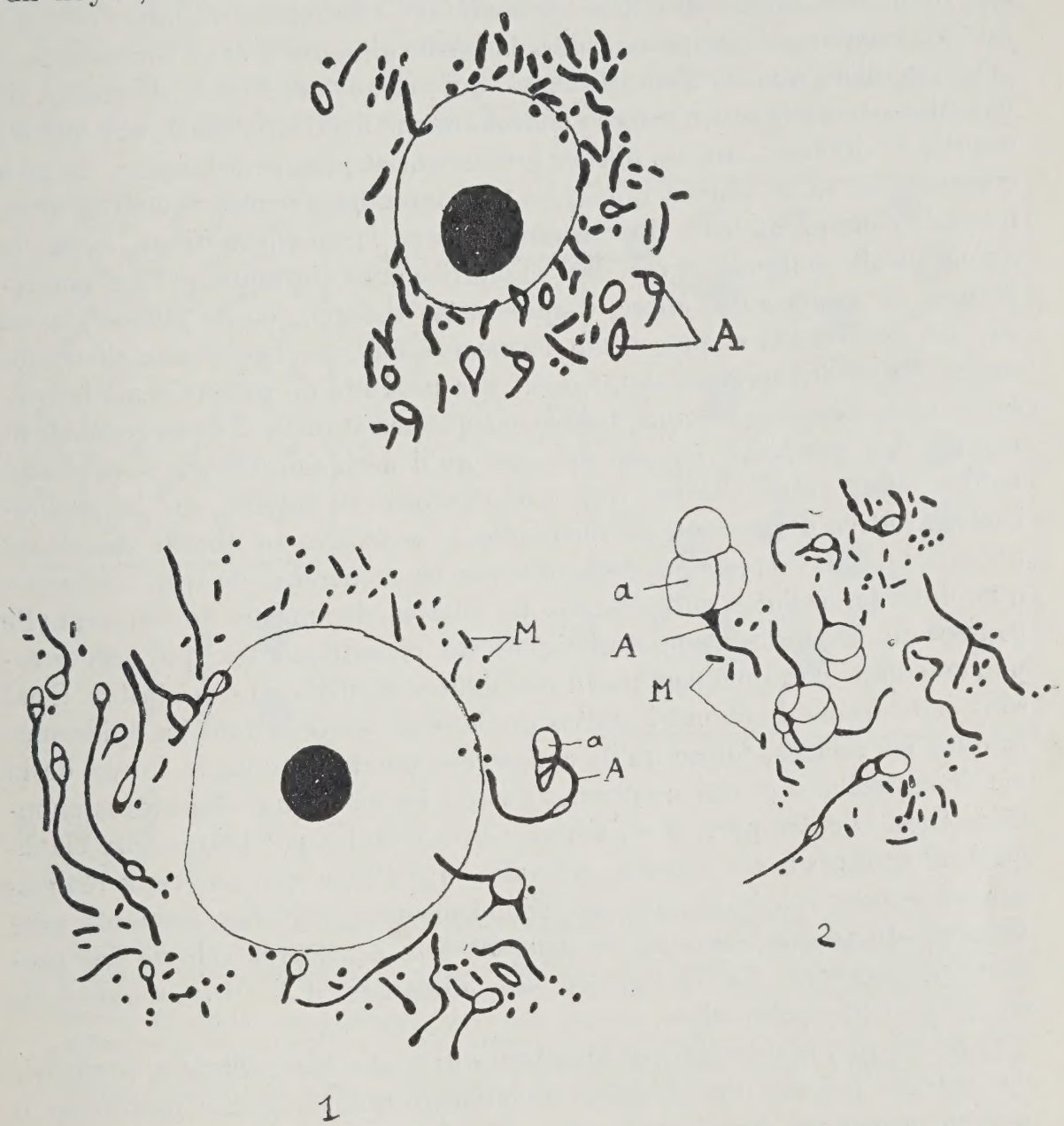


FIG. 18. — Chondriome des cellules de la racine du Ricin, figuré à un fort grossissement. *En haut*, noyau et région périnucléaire d'une cellule du méristème ; certains chondriosomes élaborent déjà de l'amidon (A) ; noter que, sauf la présence en leur intérieur d'un granule amylacé, ils ne se distinguent en rien des autres chondriosomes.— *En bas*, chondriome de cellules différenciées *du parenchyme cortical* (en 1, le noyau est représenté au milieu des chondriosomes). Mêmes remarques que pour la cellule méristématique (Méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1920).

chloroplastes, malgré la présence de nombreux chondriosomes dans leur cytoplasme.

A la suite de ces travaux, la question de l'origine des plastes fut donc remise en cause et, dès lors, SCHERRER, SAPEHINE, A. MEYER, NOACK, s'appuyant sur ces résultats, furent amenés à se ranger à une théorie formulée par RUDOLPH, d'après laquelle les chondriosomes et les plastes sont des

formations de nature tout à fait différente et ne présentent entre elles aucun lien génétique (fig. 19). Pour expliquer les résultats obtenus dans les Phanérogames, ces auteurs admettent que les plastes existent, dans les méristèmes, à l'état de petits grains, et sont en voie d'active division ce qui leur donne des formes d'haltères ressemblant à des chondriocontes (fig. 19, A et a). Comme ces plastes ont alors la même dimension et se colorent de la même manière que les chondriosomes qui offrent des formes de grains, de bâtonnets et de filaments, ils se confondraient avec eux. Mais, dès que les cellules se différencient, les plastes grossissent et prennent l'aspect de gros corpuscules ; on ne saurait donc plus les confondre avec les chondriosomes, lesquels conservent leurs dimensions et leurs formes primitives. Ainsi, ce qu'on aurait confondu avec des chondriosomes formateurs de chloroplastes ne serait autre chose, d'après cette théorie, que de jeunes plastes en voie de division et présentant l'aspect d'haltères. Quant aux chondriosomes, ils constitueraient simplement des produits de réserve dont la présence ne serait pas constante dans le cytoplasme et qu'A. Meyer considérait comme des composés ferronucléiniens qu'il désignait sous le nom d'*allinantes*. Mais cette théorie, très tendancieuse et fondée sur la généralisation hâtive d'observations incomplètes, se trouve en absolu désaccord avec les faits. Il est, en effet, démontré par les recherches de Guilliermond que, dans les cellules adultes, tous les plastes dépourvus de chlorophylle conservent les formes caractéristiques de chondriocontes, qui ne correspondent donc certainement pas à des figures de division des plastes. C'est sous cette forme de chondriocontes qu'ils se présentent dans les épidermes et dans les racines, forme qu'ils conservent pendant toute la durée de la vie de ces cellules et qui ne permet pas de les distinguer des autres chondriosomes. D'autre part, il est définitivement établi, par les travaux classiques effectués sur les cellules animales, aussi bien que par ceux réalisés sur les cellules végétales, que les chondriosomes sont des éléments permanents du protoplasme et ne peuvent être considérés comme des produits de réserve. La conception des allinantes d'A. Meyer est donc complètement inadmissible.

C'est ce qu'a bien remarqué Mottier qui, tout en se ralliant à la théorie des auteurs précités, est obligé de reconnaître que les jeunes plastes (qu'il nomme *primordia* des plastes) et les chondriosomes présentent des formes tout à fait semblables ; plastes et chondriosomes constituent ainsi, les uns et les autres, des organites permanents du cytoplasme, incapables de se former autrement que par division. Toutefois, cet auteur soutient qu'ils sont de *nature différente*, et qu'il est possible de reconnaître les *primordia*, même dans les cellules embryonnaires, par le fait qu'ils sont toujours légèrement plus gros que les chondriosomes (fig. 20). Mais cette conclusion est encore en contradiction avec les faits, et Guilliermond a montré que les plastes et les chondriosomes, ayant les mêmes caractères histochimiques, ne peuvent être considérés comme de nature différente, qu'il n'existe aucune différence de dimensions entre les éléments du chondriome dans les cellules embryonnaires, enfin que, très souvent, même

dans les cellules adultes dépourvues de chlorophylle, les leucoplastes ne peuvent être distingués des chondriosomes que par leur pouvoir de former de l'amidon.

En s'appuyant exclusivement sur les recherches faites dans les Phanérogames, MEVES a exprimé une théorie exactement opposée à celle dont il vient d'être question. L'éminent cytologiste constate que dans les méristèmes, les techniques mitochondriales révèlent à la fois des chondriocontes et des grains, que tous les chondriocontes se transforment en chlo-

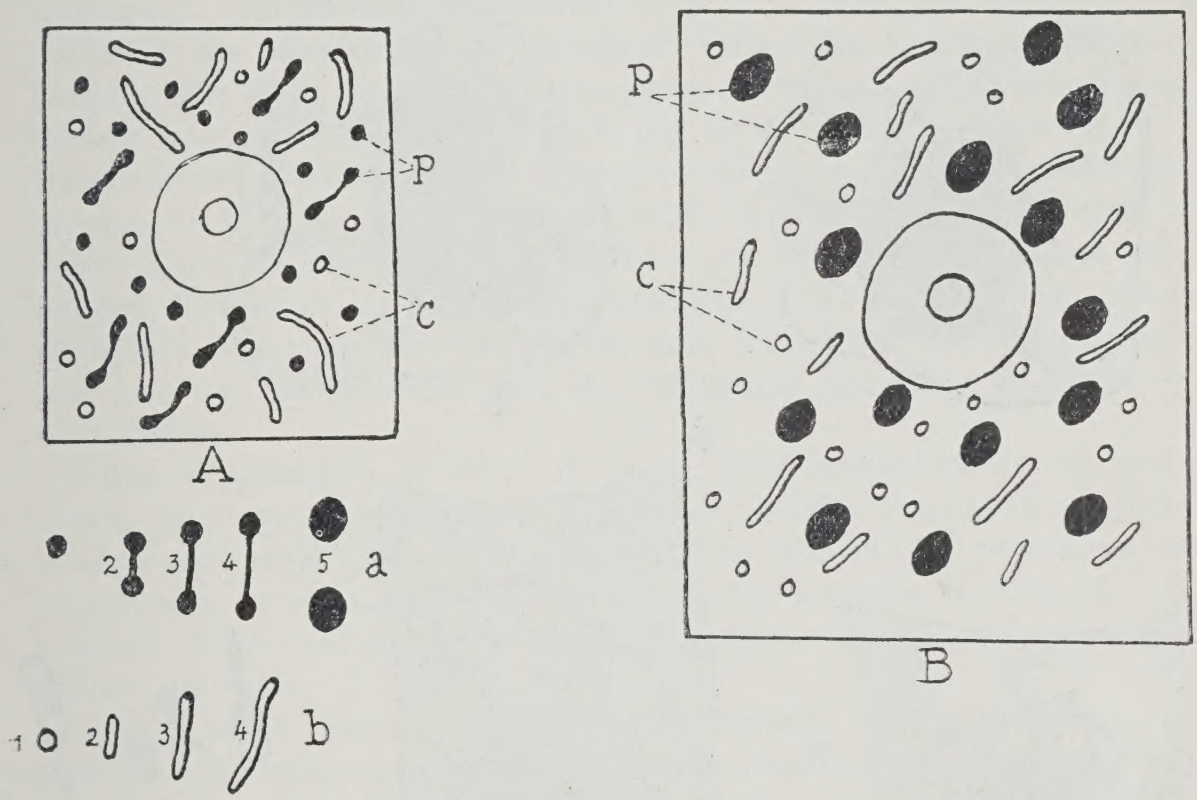


FIG. 19. — Schéma résumant les interprétations de RUDOLPH et de SAPEHINE. — A. Cellule du méristème d'une feuille ; *en noir plein*, plastes globuleux (P) dont quelques-uns s'allongent et prennent l'aspect d'haltères (formes de division) ressemblant à des chondriocontes ; *limités par un liseré*, chondriosomes en forme de grains (ressemblant alors aux plastes) et de filaments. — B. Cellule différenciée d'une feuille ; P, chloroplastes ; C, chondriosomes. *a*. Evolution d'un plaste : 1, forme primitive ; 2, 3, 4, formes de division ; 5, chloroplastes définitivement constitués. *b*. Diverses formes de chondriosomes.

roplastes, tandis que les grains subsistent après la différenciation des chloroplastes. Il admet que, seuls, les chondriocontes correspondent aux chondriosomes, tandis que les grains ne sont autre chose que des grains de « métaplasme » (paraplasme) ; ainsi, tout le chondriome se transformerait en plastes dans les cellules adultes des Végétaux. On pourrait, par conséquent, assimiler les chloroplastes permanents des Algues aux chondriosomes de la cellule animale. Ce que MOTTIER assimile aux chondriosomes des cellules animales représente donc, pour MEVES, de simples grains de « métaplasme » et ce sont les *primordia* des plastes de MOTTIER qui sont assimilés, par MEVES, aux chondriosomes des cellules animales (fig. 20).

Mais cette théorie n'est pas plus d'accord avec les faits que les autres,

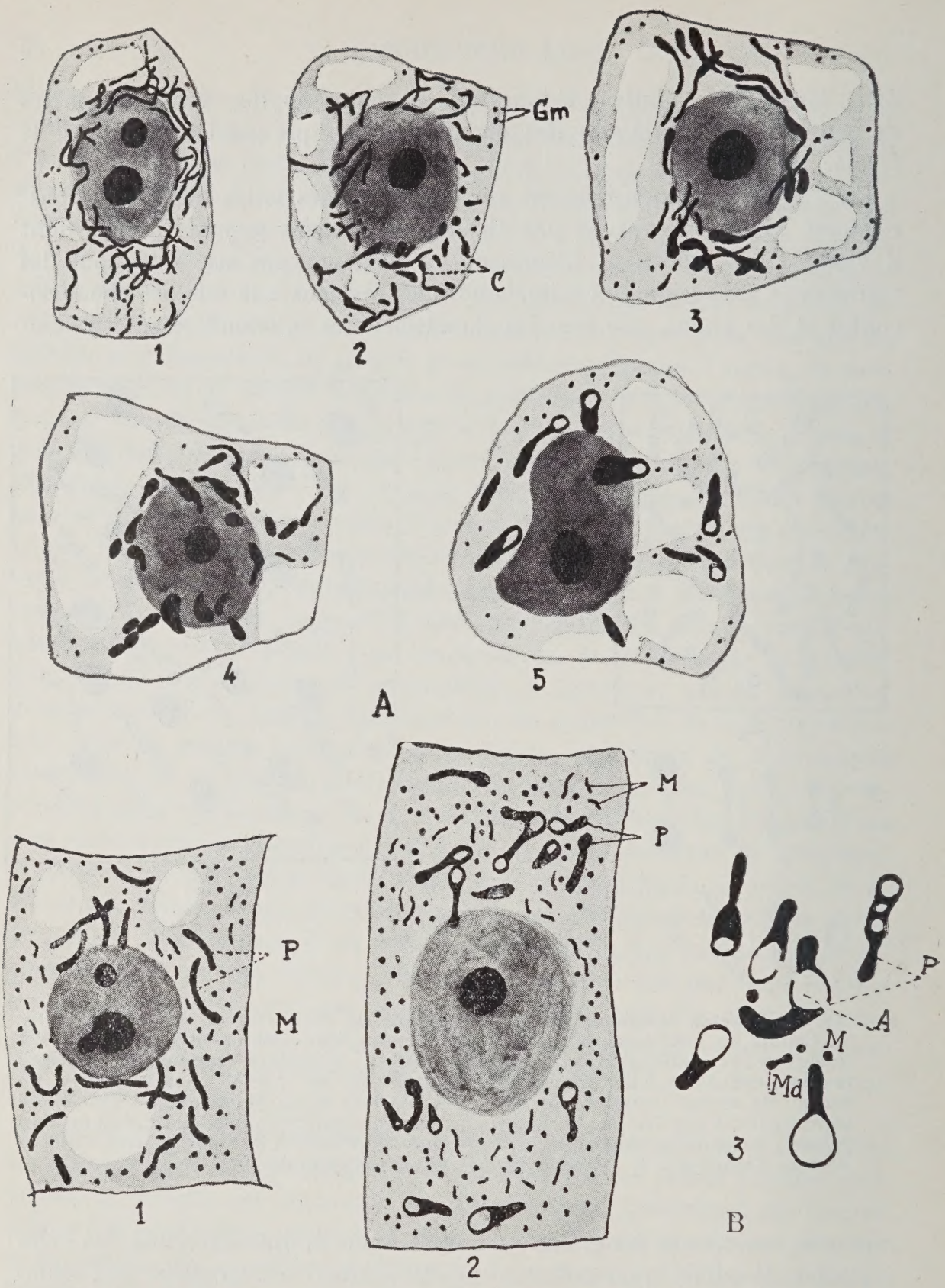


FIG. 20. — A. Formation des chloroplastes dans la racine aérienne de *Chlorophytum Sternbergianum* (d'après MEVES, 1917). 1 : cellule du méristème avec chondriome exclusivement constitué, d'après MEVES, par les chondriocontes ; les grains représenteraient des produits de « métaplasme ». — 2 à 5 : stades successifs de la transformation des chondriocontes en chloroplastes (les prétendus « grains de métaplasme » ne changent pas d'aspect).

B. Formation des leucoplastes dans la racine de Pois (d'après MOTTIER, 1918). 1. Cellule du méristème avec leucoplastes (P) en forme de chondriocontes ; on voit, mêlés aux leucoplastes, des éléments plus petits, filamenteux ou granuleux, qui, *seuls*, d'après MOTTIER, représenteraient le chondriome. — 2. Cellules adultes de la racine dans laquelle les leucoplastes élaborent de l'amidon ; le chondriome *sensu* MOTTIER, n'a pas changé d'aspect. — 3. Leucoplastes et chondriosomes (*sensu* MOTTIER) figurés à un fort grossissement : P, leucoplastes contenant de l'amidon, A ; M, chondriosomes, avec une figure de division (Md).

La comparaison de ces deux séries de dessins montre que l'interprétation de MOTTIER est exactement inverse de celle de MEVES.

car les recherches de GUILLIERMOND ont montré que les chondriosomes subsistant après la formation des chroloplastes ne sont pas toujours sous forme de grains, comme l'avait admis MEVES, mais souvent à l'état de bâtonnets ou de chondriocontes, et que, même lorsqu'ils apparaissent à l'état de grains, ceux-ci peuvent prendre, après la différenciation des chloroplastes, l'allure de chondriocontes typiques. On ne peut donc les considérer autrement que comme des chondriosomes, dont ils ont d'ailleurs tous les caractères histochimiques. D'autre part, il est établi que les Algues renferment toujours, en dehors de leurs chloroplastes permanents, un chondriome parfaitement caractérisé.

Dualité du chondriome des Végétaux verts : les chondriosomes proprement dits et les plastes. — La question est aujourd'hui définitivement résolue, grâce aux travaux effectués par GUILLIERMOND et ses élèves : EMBERGER et MANGENOT, sur l'évolution des plastes dans les différents groupes de la série végétale. Ces travaux ont démontré qu'en réalité, il existe, dans les Végétaux chlorophylliens, un ensemble d'organites présentant, les uns et les autres, les caractères morphologiques et histochimiques des chondriosomes décrits dans les cellules animales, constitués par des lipoprotéides, mais se distinguant, par leurs fonctions, en deux lignées.

L'une se présente sous forme de grains, de bâtonnets et de chondriocontes qui n'ont pas le pouvoir d'élaborer de l'amidon et de la chlorophylle et se trouve, seule, chez les Champignons. Les éléments de cette lignée ne manifestent, au cours de leur évolution, aucune attitude fonctionnelle qui permette de préciser leur rôle. On doit les assimiler aux chondriosomes des cellules animales.

L'autre ne se rencontre que dans les Végétaux chlorophylliens et se présente également, dans les cellules embryonnaires et dans toutes les cellules dépourvues de chlorophylle, sous forme de grains, de bâtonnets et de chondriocontes. Mais les éléments de cette lignée ont le pouvoir de former de la chlorophylle, de l'amidon, des pigments xanthophylliens et carotiniens, pouvoir que ne possèdent pas ceux de la première, et, au cours du développement, leurs formes peuvent être sensiblement modifiées par le produit qu'ils élaborent. Cette lignée de chondriosomes correspond aux plastes décrits par W. SCHIMPER et A. MEYER, et dont les formes caractéristiques et l'évolution étaient restées jusqu'ici mal connues.

Les éléments de cette lignée ne se distinguent généralement pas, ou très difficilement, des éléments de la première, dans les cellules embryonnaires et même dans les tissus dépourvus de chlorophylle. Ils ne deviennent très distincts que dans les tissus chlorophylliens, où ils se trouvent à l'état de gros chloroplastes, qui ne sont en somme que des chondriosomes accrus et chargés de chlorophylle. C'est pourquoi, seule, l'étude de certaines Algues, où la chlorophylle persiste dans toutes les cellules, et où les éléments de cette seconde lignée sont toujours à l'état de chloroplastes, permet de les distinguer des autres chondriosomes.

Ces deux lignées d'organites montrent exactement les mêmes caractères

histochimiques et présentent, l'une et l'autre, tous les caractères des chondriosomes. Il est évident qu'elles doivent avoir une différence dans leur constitution chimique, sans quoi l'on ne comprendrait pas que l'une ait une fonction qui manque à l'autre : mais cette différence, très légère, ne se révèle pas à l'analyse histochimique, et peut être réside-t-elle seulement, dans la présence, dans l'une, d'un constituant minéral qui manquerait dans l'autre.

On peut désigner les éléments de la première lignée, sous le nom de chondriosomes *inactifs dans la photosynthèse* ou simplement de *chondriosomes proprement dits* ou *ordinaires* et réserver aux éléments de la seconde celui de *chondriosomes actifs dans la photosynthèse* ou *plastes*.

Ces deux lignées de chondriosomes conservent leur individualité au cours du développement et ne présentent entre elles aucun lien génétique. Elles paraissent, l'une et l'autre, incapables de se former *de novo* et se transmettent par division de cellules en cellules.

Il est donc démontré que les chondriosomes existent dans toutes les cellules végétales, et qu'en outre, il y a lieu de distinguer, dans les cellules des Végétaux chlorophylliens, deux lignées de chondriosomes dont l'une est en relation avec la fonction photosynthétique et correspond aux plastes. La cellule des Végétaux verts se distingue ainsi des autres cellules par *la dualité de son chondriome* : elle possède une catégorie supplémentaire de chondriosomes, affectée à l'important phénomène de photosynthèse qui la distingue physiologiquement des autres cellules.

Les recherches poursuivies sur la structure des Cyanophycées ont cependant montré que ces Algues font exception à la règle. Elles ont permis d'établir, comme on l'indiquera plus loin, que la cellule de ces Algues comprend deux parties : une région centrale incolore et volumineuse, appelée *corps central*, et une écorce plus ou moins mince et pigmentée. Il a été

1. On n'a pas mentionné, dans cet aperçu historique, les conceptions émises au sujet du chondriome par P. A. Dangeard. C'est que celles-ci, d'abord très spéciales et en dehors du courant général des recherches sur les chondriosomes, ont fini par y entrer complètement. En effet, P. A. Dangeard a soutenu, au début de ses investigations dans ce domaine (1918), que, sous le nom de chondriome, on avait confondu, chez les Végétaux comme, sans doute, chez les Animaux, des aspects divers du système vacuolaire, et aussi des microsomes (granulations lipoïdiques présentes dans toutes les cellules végétales) ou des tractus cytoplasmiques surcolorés ; la notion de chondriome ne correspondait ainsi à aucune réalité. Puis, peu à peu, par une série de rectifications successives, P. A. Dangeard est arrivé à reconnaître l'existence, chez les Champignons et chez les Végétaux verts, d'un système d'éléments, qui ne sont ni des microsomes, ni des tractus cytoplasmiques surcolorés, ni des vacuoles, et qui présentent tous les caractères antérieurement reconnus aux chondriosomes. Il les appelle *cytosomes* ; mais ce nom, n'ayant pas la priorité, ne saurait prévaloir contre celui, équivalent, de chondriosomes ; d'ailleurs, le terme de cytosome n'était plus disponible, ayant été créé, en 1891, par Haeckel, pour désigner l'ensemble du cytoplasma d'une cellule par opposition au noyau, et étant encore employé comme tel dans certains ouvrages classiques (Cf. E. B. Wilson). Enfin, P. A. Dangeard, suivant, sur ce point la théorie de Mottier, déjà critiquée plus haut, considère les chondriosomes comme étant essentiellement distincts des plastes, dont il fait un système appelé *plastidome*.

Bowen distingue, d'autre part : 1° le *plastidome* ; 2° le *pseudochondriome* (chondriome qu'il hésite à assimiler à celui des cellules animales) ; 3° le *vacuome* ; 4° les *plaquettes osmiophiles* (Cf. p. 341). L'expression de pseudochondriome est tout à fait injustifiée, car il est absolument démontré que les chondriosomes des cellules vertes sont assimilables à ceux des cellules animales.

établi que le corps central est un noyau de structure primitive ; la couche corticale ne peut donc pas correspondre à un chromoplaste qui aurait la forme d'une boîte, ainsi que le considéraient A. Fischer et A. Meyer. Elle renferme, d'ailleurs, des vacuoles bien caractérisées. Elles représente donc le cytoplasme lui-même dans lequel les pigments (chlorophylle et phycocyanine) se trouvent à l'état diffus et non sous forme de petites granulations ainsi que le supposaient Kohl et Wager. On n'a pu, d'ailleurs, déceler dans ce cytoplasma, ni plastes, ni chondriosomes.

Nous étudierons successivement les deux lignées de chondriosomes que l'on trouve dans toutes les plantes vertes, à l'exception des Cyanophycées.

LES CHONDRIOSOMES ORDINAIRES OU PROPREMENT DITS

La présence d'éléments qui, par leurs caractères morphologiques, histochimiques et évolutifs, doivent être assimilés aux chondriosomes des cellules animales, a été observée, dans toutes les cellules végétales et à tous les stades de leur développement, à l'exception des Bactéries et des Cyanophycées. Il est plus facile de les observer chez les Champignons où les plastes font défaut et où ils ne peuvent, par conséquent, être confondus avec ces derniers organites. C'est donc par l'étude des chondriosomes dans les Champignons que nous commencerons.

Caractères morphologiques et évolutifs des chondriosomes dans les Champignons

Les chondriosomes ont été découverts dans les Champignons (Ascomycètes) par Guilliermond (1911). Ils ont été observés depuis dans tous les groupes de Champignons. Dans les Myxomycètes, ils revêtent constamment la forme de grains ou de courts bâtonnets (Vonwiller, N. H. Cowdry, Lewitsky ; fig. 21 et 22) ; il en est sensiblement de même chez *Plasmodiophora Brassicae* (Milovidov). Au contraire, les mitochondries et les courts bâtonnets sont très rares dans les autres Champignons, chez lesquels la forme de longs chondriocontes domine. C'est ainsi que dans le mycélium de la plupart des Champignons, le chondriome est représenté, à peu près exclusivement, par de longs chondriocontes onduleux, parfois ramifiés, disposés dans le sens de la longueur du filament (fig. 23). C'est aussi la forme de chondriocontes que revêtent la plupart des éléments du chondriome dans les Levures (Janssens et Van de Putte, Guilliermond fig. 24). On a pu montrer que les chondriosomes sont toujours présents dans tous les filaments du mycélium des Champignons et que, dans les appareils conidiens, une partie des éléments du chondriome s'introduit dans le bourgeon destiné à devenir conidie (fig. 23, *5* et *6*). Il en est de même pendant le bourgeonnement des Levures. Pareillement, pendant la formation

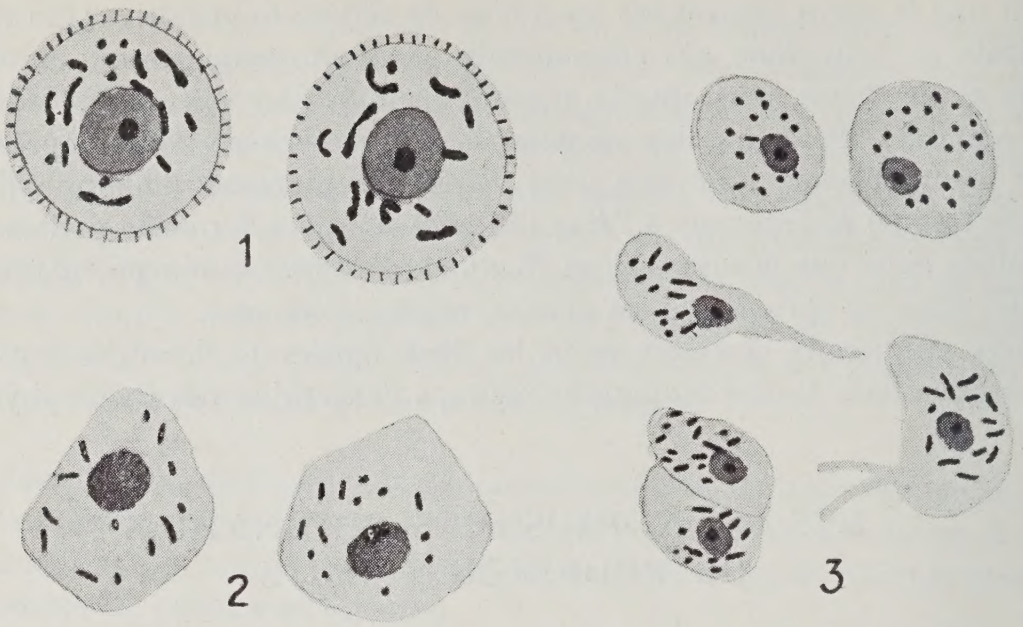


FIG. 21. — 1. Spores de *Fuligo septica* (d'après LEWITSKY, 1923).— 2. Spores d'*Hemitrichia vesparium* (d'après N. H. COWDRY, 1918). — 3. Spores et zoospores de *Fuligo septica* (d'après VONWILLER, 1914).

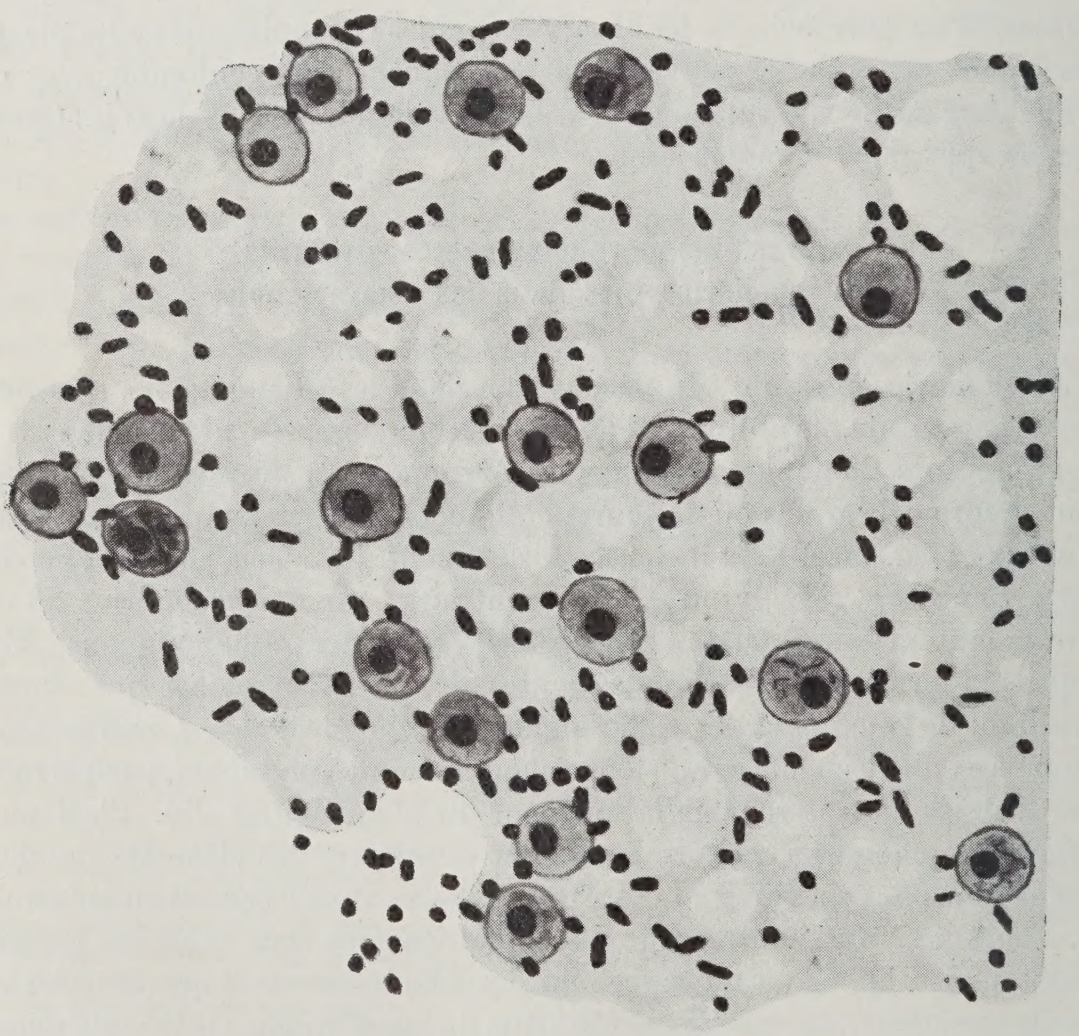


FIG. 22. — Fragment de plasmode de *Physarum*, avec ses noyaux et ses chondriosomes (Méthode de Regaud, × 3.000).

des spores internes des Mucorinées, le chondriome se répartit (fig. 25) entre les spores (GUILLIERMOND).

L'évolution du chondriome a été surtout étudiée avec beaucoup de précision dans les Saprolégniacées et les Leptomitacées (GUILLIERMOND). Dans ces Champignons (fig. 26), le chondriome est presque exclusivement constitué par de longs chondriocontes. Cependant, en observant les filaments en voie de croissance, on constate que les extrémités ne renferment généralement que des mitochondries relativement grosses ; mais, très rapidement, un peu en dessous de l'extrémité, ces éléments s'allongent pour constituer d'abord des bâtonnets courts et trapus, puis de longs filaments flexueux, qui deviennent de plus en plus minces au fur et à mesure qu'ils s'allongent. Dans les extrémités des filaments en voie de transformation en zoosporanges, on observe un chondriome exclusivement formé par des mitochondries ou de très courts bâtonnets ; peu à peu, on voit le cytoplasme, avec ses chondriosomes, se condenser autour de chacun des nombreux noyaux puis se diviser tout entier en petites masses séparées par des parties hyalines, et qui sont d'autant d'ébauches de zoospores (fig. 26, *4* et *5*). Celles-ci, d'abord polyédriques, s'arrondissent et s'entourent d'une mince membrane. Chacune des zoospores ainsi formée renferme un seul noyau et de nombreuses mitochondries assez grosses (fig. 26, *6*). Lors de la germination des zoospores, les mitochondries émigrent, avec le cytoplasme, dans le tube germinatif et, là, s'allongent peu à peu pour constituer des chondriocontes (fig. 26, *7* à *9*). Il semble donc que la forme mitochondrie se rencontre plutôt dans les éléments jeunes et que les formes bâtonnet et chondrioconte résultent d'un étirement de mitochondries ; la disposition que prennent les chondriocontes dans le sens du grand axe du filament peut s'expliquer, d'autre part, par le sens des courants cytoplasmiques.

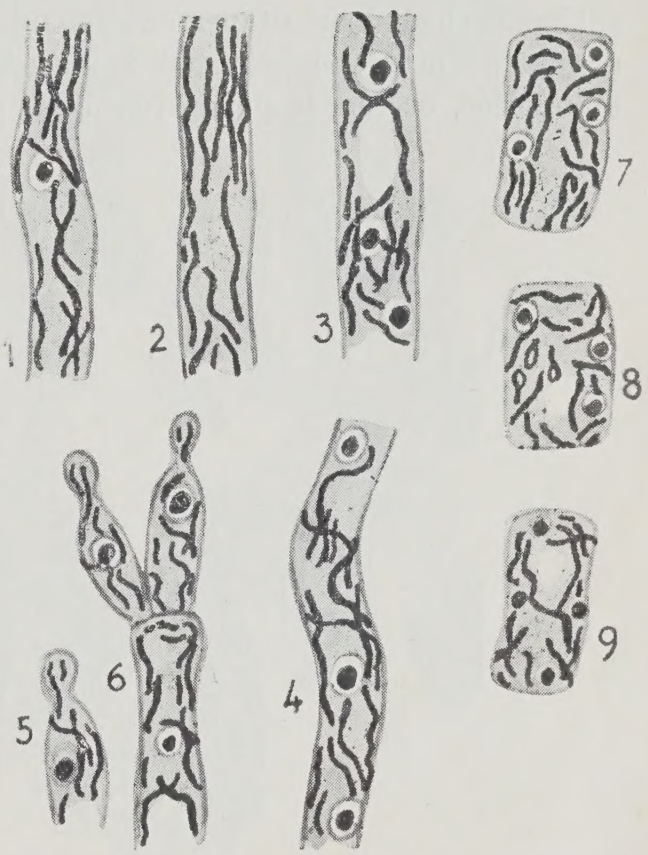


FIG. 23. — 1 à 4 : Fragments de mycélium de *Penicillium glaucum* avec leurs noyaux et leurs chondriosomes. — 5 et 6 : formation des conidies dans le même Champignon. — 7 à 9 : oïdies d'*Endomyces Magnusii* (Méthode de Regaud, d'après GUILLIERMOND, 1913).

Toutefois, il ne semble pas que l'on puisse généraliser absolument ces faits, car on trouve des chondriocontes dans les spores et les jeunes fila-

ments de beaucoup de Champignons, ainsi que dans de nombreuses cellules embryonnaires de Végétaux plus évolués.

L'évolution du chondriome a été observée également pendant la formation de l'asque de diverses Pézizinées, notamment dans celui de *Pustularia vesiculosa* (Guilliermond, Janssens et Helsmortel). Dans cette espèce, l'asque se forme, comme l'a montré P. A. Dangeard, aux dépens de l'extrémité, recourbée en crosse, d'un filament ascogène. Cette partie recourbée est occupée par une cellule possédant d'abord deux noyaux, qui subissent chacun simultanément une mitose, portant le nombre des noyaux à quatre ; puis deux cloisons transversales séparent trois cellules: l'une, uninucléée, occupe la partie terminale de la crosse; la seconde, binucléée

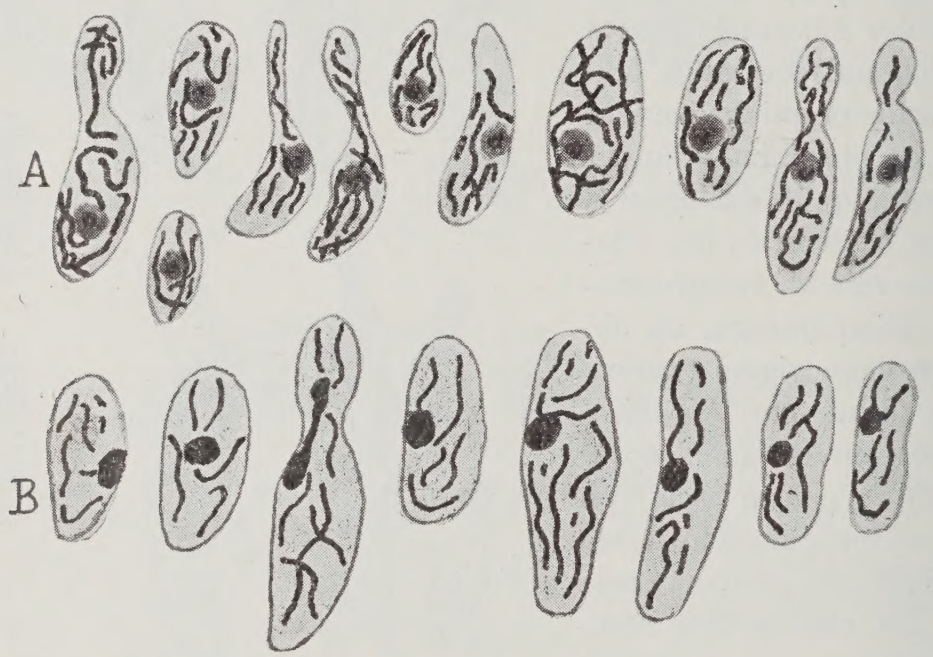


Fig. 24. — A. Cellules de *Sporobolomyces roseus*, avec leur noyau et leurs chondriosomes. B. Cellules de *Saccharomycodes Ludwigii* (Fixation au liquide de Meves et coloration à l'hématoxyline ferrique, d'après Guilliermond, 1928).

constitue la région moyenne et arquée; la troisième, située immédiatement au-dessous, ne renferme qu'un seul noyau.

La cellule binucléée (cellule-mère de l'asque) est le siège d'une fusion nucléaire, à la suite de laquelle elle s'allonge et se transforme en asque. La cellule terminale, recourbée en crosse, offre, avant la division de ses deux noyaux et la délimitation des trois cellules, un chondriome constitué par de nombreux chondriocontes confusément enchevêtrés les uns dans les autres, formant autour de chacun des noyaux une petite masse mitochondriale. Après la mitose, le chondriome se répartit autour de chacun des quatre noyaux, où il s'accumule en une petite masse mitochondriale ; puis, lors de la fusion nucléaire, les deux masses mitochondriales qui entouraient les deux noyaux de la cellule-mère de l'asque, se confondent en une seule (fig. 27, *1*). Pendant l'allongement de cette cellule, le noyau se place au milieu, tandis que les chondriocontes se disséminent dans tout le cyto-

plasme, entre les vacuoles qui deviennent de plus en plus nombreuses. A ce moment, les chondriocontes forment, pour la plupart, sur un ou plusieurs points de leur trajet, de petits renflements occupés par une sorte de vésicule (fig. 27, *2* et *3*).

Lorsque l'asque a achevé sa croissance, et un peu avant la première

FIG. 25. — Chondriome d'une Mucorinée, *Rhizopus nigricans*. — 1 à 3 : siphons végétatifs. — 4 : fragment d'un jeune sporange (Méthode de Regaud, d'après GUILLIERMOND, 1915.)

mitose, ces vésicules disparaissent et les chondriocontes manifestent une tendance à s'allonger (fig. 27, *4*). A ce moment, un cytoplasme, dense et riche en chondriocontes (*sporoplasme*), se différencie au milieu de l'asque, tandis que les parties apicales et basales restent occupées par un cytoplasme rempli de vacuoles et destiné à constituer le *plasme nourricier* ou *épiplasme*. Le noyau qui occupe le centre du sporoplasme subit trois mi-

toses successives. Au cours de ces mitoses, on constate que les chondriocontes restent disséminés dans tout le sporoplasme (fig. 27, *5*, *6*), sauf dans la partie occupée par les asters dans laquelle ces éléments font complètement défaut. On sait comment (Cf. p. 683), les mitoses achevées, chacun

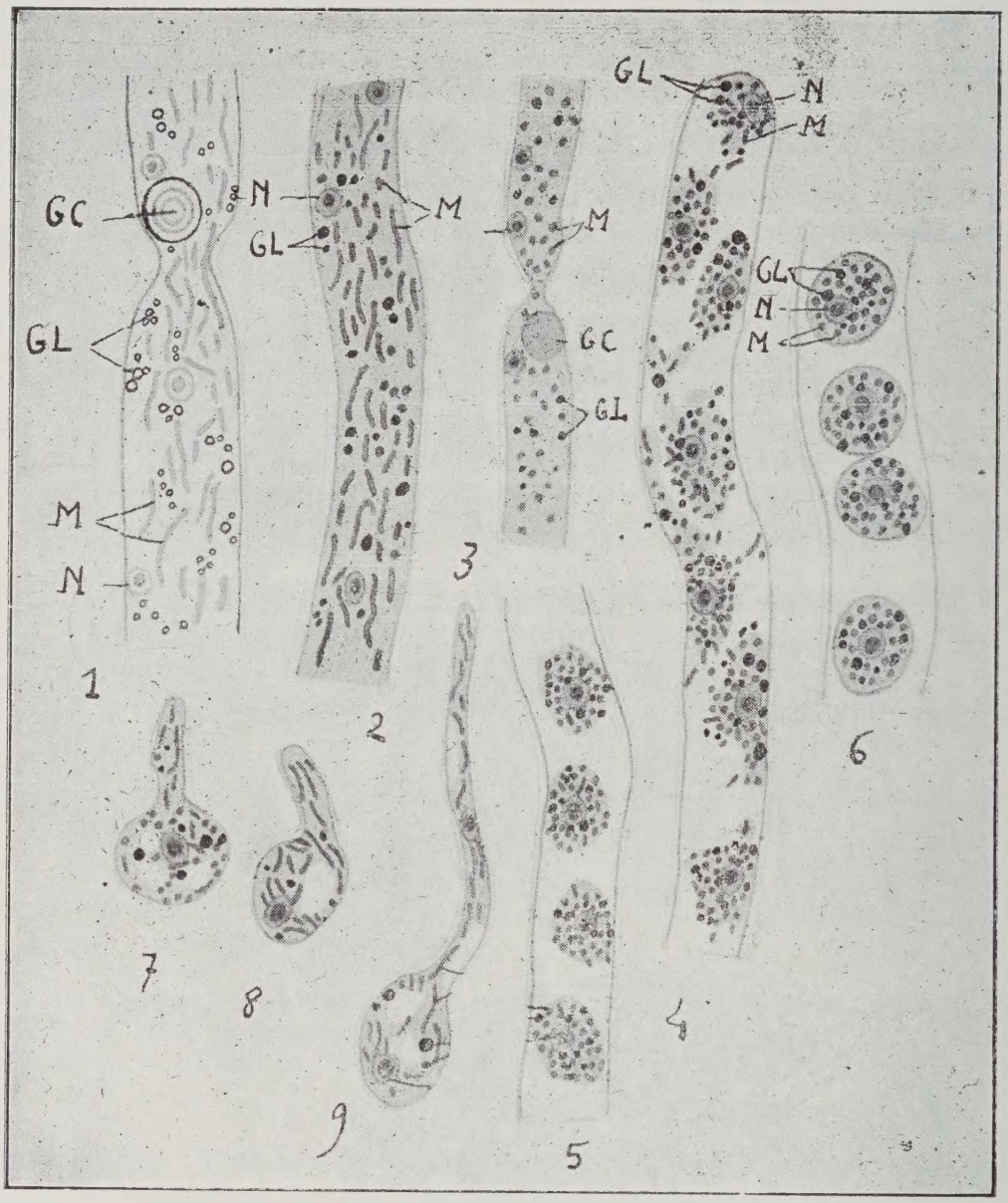


FIG. 26. — Chondriome d'une Leptomitacée, *Leptomitus* sp. — 1, siphon observé sur le vivant, avec ses noyaux (N), ses chondriosomes (M) et ses granulations lipoïdiques (GL) ; C, grain de celluline. — 2 et 3, siphons de même type après fixation par le liquide de Meves et coloration par la fuchsine acide. — 4, zoosporange jeune avec zoospores en voie de formation. — 5, zoosporange avec zoospores formées. — 6 et 7, zoospores en voie de germination (d'après GUILLIERMOND, 1922).

des huit noyaux ainsi formés reste uni à son aster par le moyen d'une petite apophyse à l'extrémité de laquelle subsiste le centrosome ; les fibres astériennes elles-mêmes ne tardent pas alors à se recourber, de sorte que chaque noyau apparaît comme surmonté d'un parasol, à la surface duquel se formera d'abord la membrane limitante de la future ascospore.

Or, toute la région de celle-ci occupée par le centrosome et l'aster, ne montre aucun chondriosome ; le chondriome se trouve concentré exclusivement au pôle opposé où il forme une masse compacte de chondriocontes enchevêtrés les uns dans les autres (fig. 27, 7). Les ascospores s'entourent ensuite d'une membrane cellulosique et ce n'est qu'à ce moment que le centrosome et l'aster disparaissent ; en même temps, le noyau se place au milieu de l'ascospore et les chondriocontes se disséminent dans

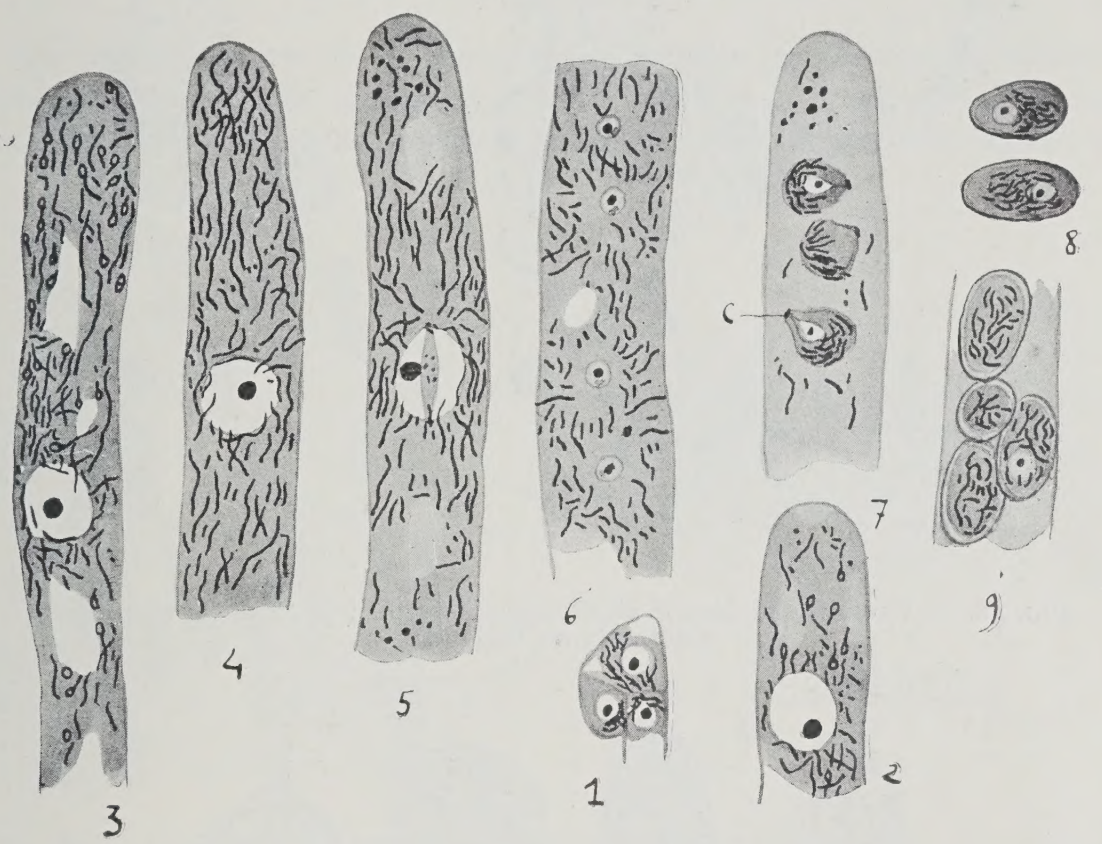


Fig. 27. — Evolution du chondriome dans l'asque du *Pustularia vesiculosa*. — 1, Formation de l'asque aux dépens d'un crochet : le chondriome entoure le noyau. — 2 et 3, Asques encore jeunes : beaucoup d'éléments du chondriome affectent la forme de vésicules. — 4, Asque un peu avant la première mitose : les chondriosomes ne sont plus vésiculeux. — 5, Asque pendant la première mitose (plaque équatoriale). — 6, Asque pendant la troisième mitose : les figures de mitose sont vues transversalement. — 7, Formation des ascospores par recourbement des fibres de l'aster. Le chondriome occupe exclusivement le pôle opposé au centrosome (C) ; quelques chondriosomes subsistent en dehors des ascospores. — 8, Ascospores plus développées. — 9, Portion d'un asque à la fin de son développement (Méthode de Meves, d'après Guilliermond, 1913).

tout le cytoplasme (fig. 27, *8*, *9*). Il ne reste dans l'épiplasme que très peu de chondriosomes.

L'évolution du chondriome a été suivie aussi pendant la formation des basides dans un certain nombre d'Autobasidiomycètes (*Psalliota campestris* notamment) par Guilliermond, puis par Beauverie. Tous les filaments qui constituent le plectenchyme du pied et du chapeau renferment un chondriome presque exclusivement constitué par de longs chondriocontes (fig. 28). Dans les jeunes basides (fig. 29), avant et après la caryogamie, on trouve également un très grand nombre de chondriocontes dis-

FIG. 28. — Chondriome dans le plectenchyme du pied de *Psalliota campestris* (Méthode de Regaud).

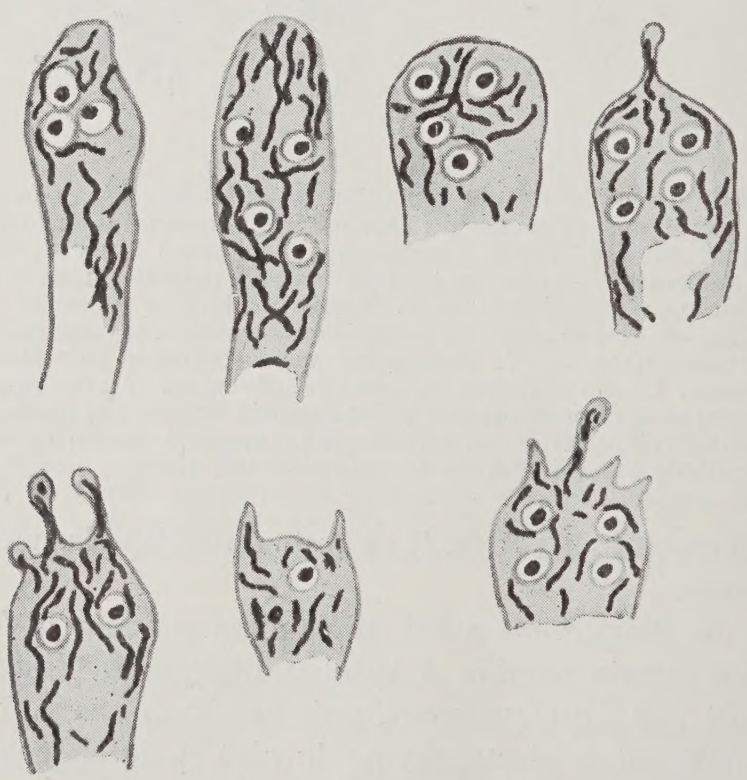


FIG. 29. — Chondriosomes dans les basides jeunes de *Coprinus* sp. et pendant la formation des basidiospores (Méthode de Regaud, d'après GUILLIERMOND, 1913).

posés dans le sens de la longueur de la baside ; comme dans les asques, ceux-ci offrent fréquemment, sur leur trajet, de petits renflements vésiculeux. Lorsque les deux mitoses sont achevées, les chondriocontes émigrent, avec le cytoplasme et les noyaux, dans les basidiospores, en sorte que celles-ci renferment un chondriome formé par de nombreux chondriocontes.

Caractères morphologiques et évolutifs des chondriosomes ordinaires dans les Végétaux chlorophylliens.

Les chondriosomes se rencontrent dans toutes les cellules de Végétaux chlorophylliens où ils coexistent avec les plastes, comme l'ont démontré les travaux de Guilliermond et de ses élèves. Ils sont très distincts de ces

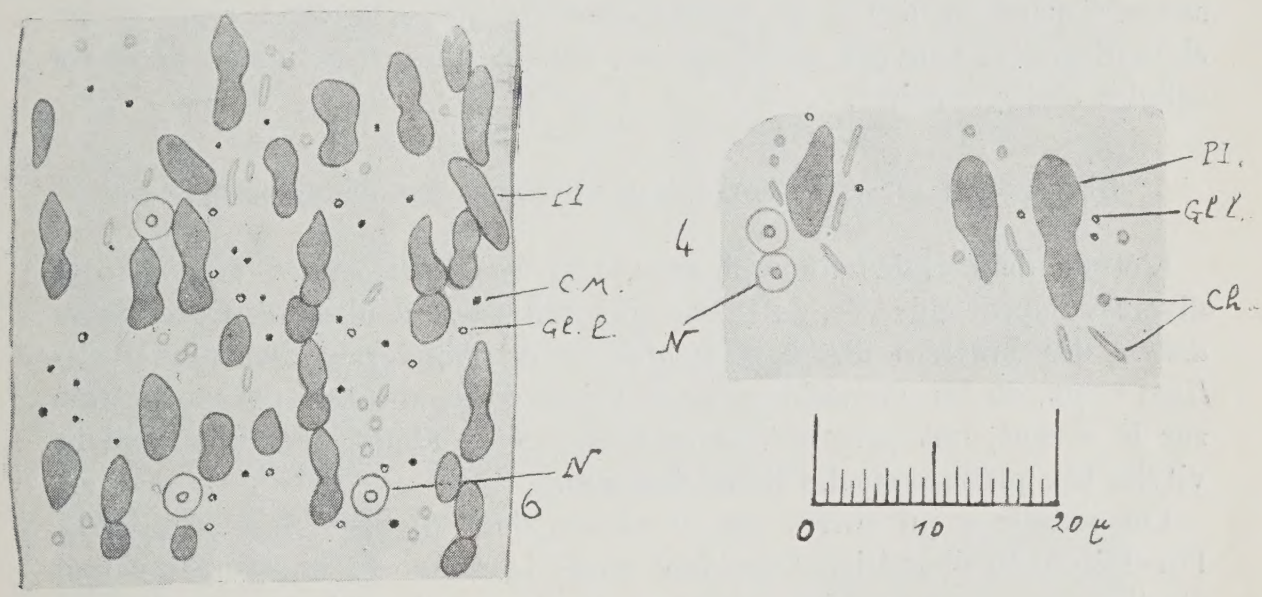


Fig. 30. — Constituants figurés du protoplasma chez *Vaucheria* sp. — N. : noyaux ; Pl. : chloroplastes ; Ch. : chondriosomes ; Gl. l. : granulations lipoïdiques (Observations *in vivo* ; d'après Mangenot, 1922).

derniers, dans la plupart des Algues, où la chlorophylle persiste à tous les stades du développement et où les plastes sont, par conséquent, constamment à l'état de gros chloroplastes. Dans les *Vaucheria*, par exemple (fig. 30), on trouve, dans toutes les parties du thalle, à la fois de gros corpuscules verts correspondant aux chloroplastes, et de petits chondriosomes incolores ; ceux-ci offrent toujours la forme de grains ou de bâtonnets ; souvent, ils se divisent en même temps que les chloroplastes et présentent des figures en forme d'haltère (Rudolph, Mangenot). Dans les Spirogyres, où l'on trouve dans toutes les cellules un unique chloroplaste (chromatophore) en forme de ruban spiralé, les chondriosomes sont représentés (Cf. fig. 11), par des mitochondries granuleuses, des bâtonnets et, parfois aussi, des chondriocontes disposés surtout autour du noyau et du chromatophore (Guilliermond, Mangenot). Dans les Diatomées, ils existent sous forme de longs chondriocontes (Guilliermond). Dans la plupart des autres Algues (Phéophycées, Rhodophycées, Characées), les formes granu-

leuse ou en court bâtonnet dominent de beaucoup ; les chondriocontes peuvent cependant être assez nombreux (Floridées, *Cladostephus*, etc...). De plus, il devient très difficile, sinon impossible, de les distinguer des plastes dans les cellules qui ne renferment pas de chlorophylle (MANGENOT).

Dans les Bryophytes, les Ptéridophytes, et les Phanérogames, les chondriosomes peuvent être facilement distingués des plastes, dans les tissus chlorophylliens : ils ont alors l'aspect de gros corpuscules verts bien différents des chondriosomes, beaucoup plus petits et incolores (MOTTE, EMBERGER, GUILLERMOND). Ici, encore, les formes de grains et de courts bâtonnets paraissent les plus fréquentes. Cependant, les chondriocontes ne sont pas rares. D'une manière générale, c'est la forme mitochondrie qui s'observe surtout dans les cellules embryonnaires et les chondriocontes n'apparaissent que dans les cellules ayant achevé leur croissance. Cependant, il y a de nombreuses exceptions à cette règle et les chondriocontes peuvent se rencontrer, dans certains cas, même dans les cellules embryonnaires.

Observation vitale et caractères physiques des chondriosomes.

L'étude de certains Champignons, tels que l'*Endomyces Magnusii* et diverses Saprolégniacées, de même que celle des feuilles d'*Elodea canadensis*, des bractées d'*Iris germanica* et de l'épiderme du bulbe d'*Allium Cepa*, où les chondriosomes se voient avec une très grande netteté sur le vivant, ont permis à GUILLIERMOND de réaliser des observations vitales très précises sur les chondriosomes.

Cet auteur a pu suivre sur le vivant, dans diverses Saprolégniacées, l'évolution du chondriome pendant toute la durée du développement et étudier ses caractères histochimiques. Dans ces Champignons, comme on l'a vu, le chondriome n'apparaît, sous forme de grains ou de bâtonnets, que dans les extrémités des filaments en voie de croissance ou dans les parties des filaments destinées à se transformer en zoosporanges, ainsi que dans les zoospores. Partout ailleurs, il se présente exclusivement sous forme de longs chondriocontes onduleux et parfois ramifiés (fig. 31). Les chondriocontes, sous quelque forme qu'ils apparaissent, offrent toujours une réfringence très faible, peu différente de celle du cytoplasme. Ils sont, cependant, toujours visibles, mais ils se distinguent avec plus ou moins de netteté, selon le degré de viscosité du cytoplasme. Ils se déplacent lentement entraînés par les courants cytoplasmiques. Leur déplacement est très irrégulier ; d'ordinaire extrêmement lent, il peut s'accélérer ou s'arrêter brusquement pour recommencer ensuite. Au cours de leurs déplacements, les chondriocontes modifient constamment leurs formes. GUILLIERMOND a pu suivre ces modifications de formes en observant, pendant une demi-heure ou plus, le même chondrioconte (fig. 32) ; il a constaté que les chondriocontes, de rectilignes qu'ils sont ordinairement à l'état d'immobilité, prennent, pendant leurs déplacements, les formes sinueuses les plus diverses, formes en Z, en S, en V, etc., pour reprendre la forme rectiligne quand leur déplacement

s'arrête. Leurs mouvements ressemblent à ceux des Spirochètes. Souvent, ces chondriocontes se rencontrent, s'enchevêtrent, puis se séparent, mais jamais on ne constate d'anastomose entre eux. Par contre, on les voit fréquemment se ramifier. Leurs ramifications, d'ailleurs transitoires, sont provoquées par une simple déformation sous l'influence d'un obstacle ren-

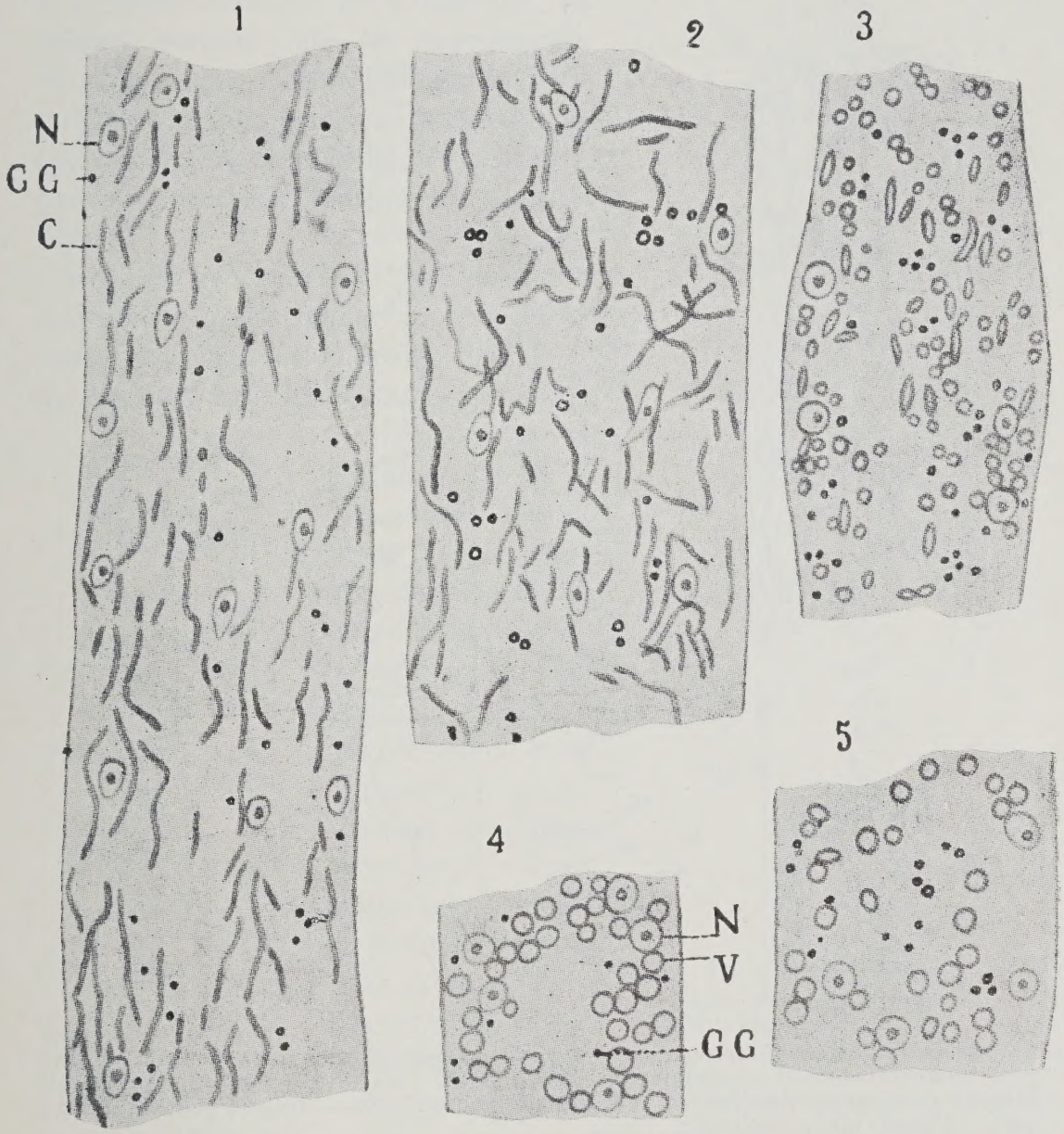


FIG. 31. — Siphons de *Saprolegnia* sp. observés sur le vivant. N, noyau ; GG, granulations lipoïdiques (microsomes) ; C, chondriocontes. 1 et 2, siphons sains ; 3, 4 et 5, siphons altérés, dont les chondriosomes sont transformés en vésicules (V) (d'après GUILLIERMOND, 1920).

contré par le chondrioconte sur son trajet. C'est ainsi que, lorsqu'un chondrioconte rencontre brusquement un globule lipoïdique, il le contourne en se ramifiant. Le même effet peut être produit par des courants dirigés en sens contraire, Ces ramifications transitoires montrent que ces éléments sont constitués par une substance semi-fluide et très plastique. Les chondriocontes sont susceptibles également de se raccourcir en s'épaisissant, ou

de s'allonger en s'amincissant ; parfois on les voit prendre la forme de fuseaux, ou même former sur leur trajet de petites vésicules qui disparaissent dans la suite. On a rapproché ces variations de formes des mouvements amiboïdes et on a cherché à les expliquer par des modifications de tension superficielle (MILOVIDOV).

Dans les cellules des feuilles d'*Elodea canadensis*, encore jeunes (fig. 33),

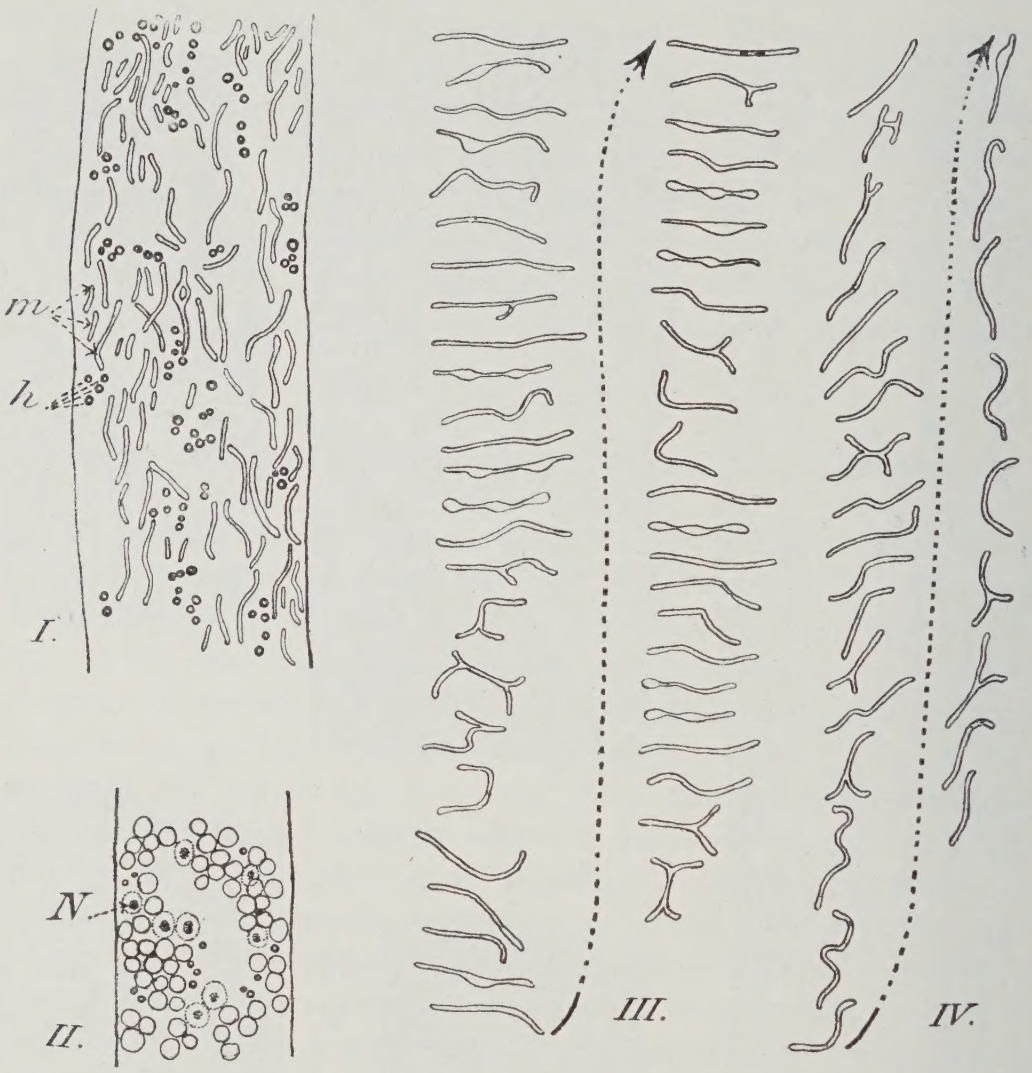


FIG. 32. — I. Siphon de *Saprolegnia* sp., avec chondriosomes (*m*). — II. Siphon avec chondriosomes transformés en vésicules (N : noyau). — III et IV. Modifications successives des formes d'un même chondriosome observé pendant 10 minutes (d'après GUILLIERMOND, 1925).

dont la croissance n'est pas achevée, les chondriosomes sont faciles à observer. Dans certaines cellules, ils sont exclusivement représentés par des mitochondries ou des chondriocontes en forme de bâtonnets et l'on constate d'assez nombreuses figures de division des chondriosomes qui se manifestent par des formes en haltères. GUILLIERMOND a pu suivre sous le microscope, les divers stades de la division des chondriosomes (fig. 33). Il a constaté que les parties amincies qui relient les deux têtes des figures en haltères s'effilent de plus en plus, mais persistent longtemps ; puis, brusquement, un courant cytoplasmique plus fort finit par vaincre l'adhérence qui reliait les deux renflements ; on voit alors se rompre la partie effilée et

deux mitochondries apparaissent séparées et s'éloignent l'une de l'autre. Dans beaucoup d'autres cellules, on trouve un mélange de mitochondries et de chondriocontes ; dans d'autres, enfin, il n'y a presque que de longs chondriocontes, parfois ramifiés. Au cours de leurs déplacements, ces chondriocontes subissent d'incessantes modifications de formes, comme dans les Saprolégniacées ; par contre, les mitochondries granuleuses ne changent que très peu, les courants cytoplasmiques n'ayant que peu d'action sur leurs formes sphériques.

Les cellules épidermiques des Monocotylédones sont également très favorables à l'observation vitale des chondriosomes : ces éléments sont tantôt exclusivement à l'état de grains et de courts bâtonnets (épidermes des feuilles d'*Iris* et de Tulipes), tantôt sous forme d'un mélange de grains, de bâtonnets et de chondriocontes parfois très longs (épiderme d'*Allium Cepa*). Ils présentent les mêmes caractères que dans les cas précédemment examinés et sont lentement entraînés par les courants du cytoplasme.

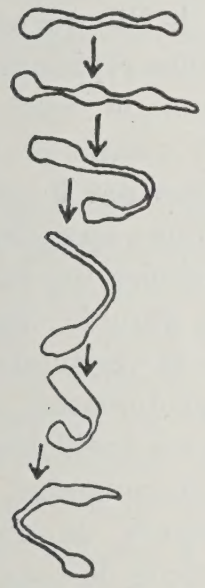


Fig. 34. — Changements de formes successifs d'un chondriosome dans une cellule du pétiole de la feuille de *Lilium candidum*, observée sur le vivant (d'après Emberger, 1926).

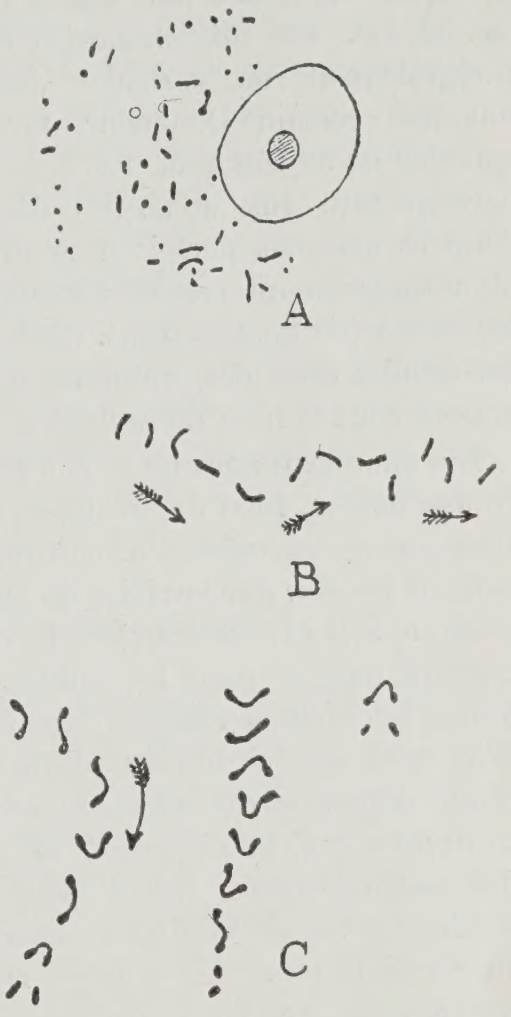


Fig. 33.— A. Détail d'une cellule d'*Elodea canadensis* : noyau et chondriosomes, dont certains, en forme d'haltères, sont en voie de division. — B. Modifications de formes d'un chondrioconte entraîné par un courant. — C. Diverses phases de la division de chondriosomes (*in vivo*, d'après Guilliermond, 1926).

Emberger et Miraton ont fait une étude vitale très précise des chondriosomes dans les cellules épidermiques des écailles de bulbes de Lis : ceux-ci se présentent presque toujours à l'état de chondriocontes modifiant constamment leurs contours et susceptibles de former sur leur trajet des renflements qui disparaissent ensuite (fig. 34).

A l'ultramicroscope, les chondriosomes sont, le plus souvent, invisibles ; mais, dans quelques cas exceptionnels, on peut les distinguer par leur contour très faiblement lumineux.

Les chondriosomes se comportent comme des éléments extrêmement fragiles et il suffit du moindre trouble dans l'équilibre osmotique de la cellule ou de la moindre pression exercée sur la lamelle de la préparation pour les altérer. L'altération consiste en leur gonflement et leur augmentation de réfringence, puis en leur transformation en vésicules formées par un liquide aqueux et une mince écorce assez réfringente (fig. 31, *3*, *4*, *5* et fig. 32, II). Les mitochondries et les courts bâtonnets se transforment intégralement en vésicules, tandis que les chondriocontes, quand ils ont une certaine longueur, forment, sur leur trajet, plusieurs vésicules qui ensuite se séparent les unes des autres. Ces vésicules, qui paraissent correspondre aux sphérules décrites par KUNSTLER, grossissent beaucoup et arrivent parfois à se presser les unes contre les autres donnant au cytoplasme un aspect alvéolaire analogue aux structures décrites par BÜTSCHLI (GUILLIERMOND). Cette altération a été observée également dans les cellules animales, notamment par FAURÉ-FREMIET, et décrite par PROWAZEK sous le nom de *cavulation* (de *cavare* = creuser).

Les chondriosomes ne se colorent pas par les colorants vitaux ordinaires (rouge neutre, bleu de crésyl, de méthylène, de toluidine et de Nil) qui sont fixés par les vacuoles. Par contre, ils se colorent plus ou moins rapidement suivant les cas, par le violet de Dahlia (LAGUESSE et DEBEYRE), le violet de méthyle 5 B (J. RENAUT) et le vert Janus (E. V. COWDRY), comme on l'a d'abord montré dans les cellules animales (1). La coloration par le vert Janus est facile à réaliser dans les Saprolégniacées ; elle donne aux chondriosomes une teinte bleue diffuse qui peut n'être que transitoire, par suite d'une réduction du colorant, mais qui, le plus souvent, est durable ; dans ce dernier cas, la coloration est presque aussitôt suivie de la vésiculation des chondriosomes. Elle s'opère dans un moment où le protoplasme est encore en vie et manifeste encore des courants, mais elle est rapidement suivie de la mort des cellules. Des essais de culture des Champignons, et notamment de Saprolégniacées, dans les milieux additionnés de colorants des chondriosomes ont d'ailleurs montré l'extrême toxicité de ceux-ci (GUILLIERMOND). Un *Saprolegnia*, par exemple, a pu être cultivé sur bouillon de peptone contenant jusqu'à 3 mmgr. % de vert Janus; dans ces conditions il réduit d'abord le vert Janus et se développe ensuite sans présenter aucune coloration de son chondriome ; mais, à partir de 4 mmgr. %, le Champignon cesse de croître. D'autre part, le même Champignon n'a donné aucun développement en présence de 1 mmgr. % seulement de violet Dahlia et de violet de méthyle. Bref, on peut considérer la coloration du chondriome par ces teintures comme une coloration intermédiaire entre la coloration vitale et la coloration post-vitale, qu'on pourrait désigner sous le nom de subléthale.

Les recherches de MILOVIDOV ont montré que les chondriosomes ont un

1. G. LEVI assure avoir obtenu la coloration vitale des chondriosomes de cellules animales par le bleu de pyrrol; mais ce fait n'a pu être confirmé ni dans les cellules animales, ni dans les cellules végétales.

poids spécifique peu différent de celui du cytoplasme et ne sont pas influencés par la centrifugation.

On a longtemps admis, à la suite des travaux de Policard, N. H. Cowdry, Policard et Mangenot, faits aussi bien sur les cellules animales que sur les cellules végétales, que les chondriosomes seraient très sensibles aux températures élevées. Une température de 45 à 50° aurait suffi à détruire presque instantanément les chondriosomes. Les recherches récentes de Famin ont démontré, au contraire, par l'étude vitale du comportement des chondriosomes exposés à des températures élevées, dans des cellules où ces éléments sont très nettement visibles (cellules épidermiques d'*Allium Cepa*, de Tulipe et d'Iris, filaments de *Saprolegnia*), que cette opinion n'est pas exacte. Les chondriosomes deviennent seulement beaucoup moins visibles à une certaine température (45-50°), par suite d'une modification de viscosité du cytoplasme. En même temps, il subissent des altérations (fragmentation des chondriocontes en boules et vésiculisation). Leur étude après fixation montre que leur chromaticité a diminué. Mais, ces éléments persistent jusqu'à la température où se produit la coagulation du protoplasme, c'est-à-dire jusqu'à environ 60-70°, pour les cellules des Phanérogames et 58° pour le *Saprolegnia*.

Caractères histochimiques des chondriosomes.

Le réactif iodo-ioduré, conserve les chondriosomes en les jaunissant et en les rendant beaucoup plus distincts. Une solution d'acide osmique à 1 ou 2 %, les conserve également et ne les brunit pas ; les chondriosomes, comme l'ont constaté Fauré-Fremiet dans les cellules animales, puis Guilliermond dans les cellules végétales, ne réduisent pas l'acide osmique, sauf lorsqu'on les traite ensuite par une solution de pyrogallol. Par contre, les méthodes d'imprégnation osmique préconisées pour la détection de l'appareil de Golgi (traitement dans une solution de 2% d'acide osmique pendant une à deux semaines à 40°) noircissent fortement les chondriosomes, mais en les vésiculisant souvent.

Les recherches effectuées sur les cellules animales par Regaud, ont montré que les chondriosomes sont détruits par tous les fixateurs renfermant de l'acide acétique ou de l'alcool, qu'un traitement prolongé au bichromate de potassium est nécessaire pour les conserver et qu'ils sont, par conséquent, composés en grande partie, par des lipoïdes. Fauré-Fremiet, Mayer et Schaeffer ont confirmé ces derniers résultats ; ces auteurs ont montré que les fixateurs mitochondriaux sont tous des oxydants, qui transforment les acides gras non saturés en acides hydroxylés peu solubles dans l'alcool et le xylol et capables de fixer énergiquement certains colorants. La coloration des chondriosomes semble donc due aux lipoïdes, probablement aux lécithines, qui les constituent.

L'étude comparative des filaments des Saprolégniacées, vivants et fixés, a permis à Guilliermond de démontrer également que tous les fixateurs ordinaires renfermant de l'acide acétique ou de l'alcool altèrent profondé-

ment les chondriosomes ; ceux-ci subsistent cependant dans le cytoplasme, tantôt très contractés et déformés, tantôt vésiculisés, à peine plus colorables que le cytoplasme et se confondant avec les figures de coagulation de ce dernier. Les fixateurs mitochondriaux — mélanges chromo-osmiques, tels que les méthodes de Benda et de Meves, formol-bichromate (mé-

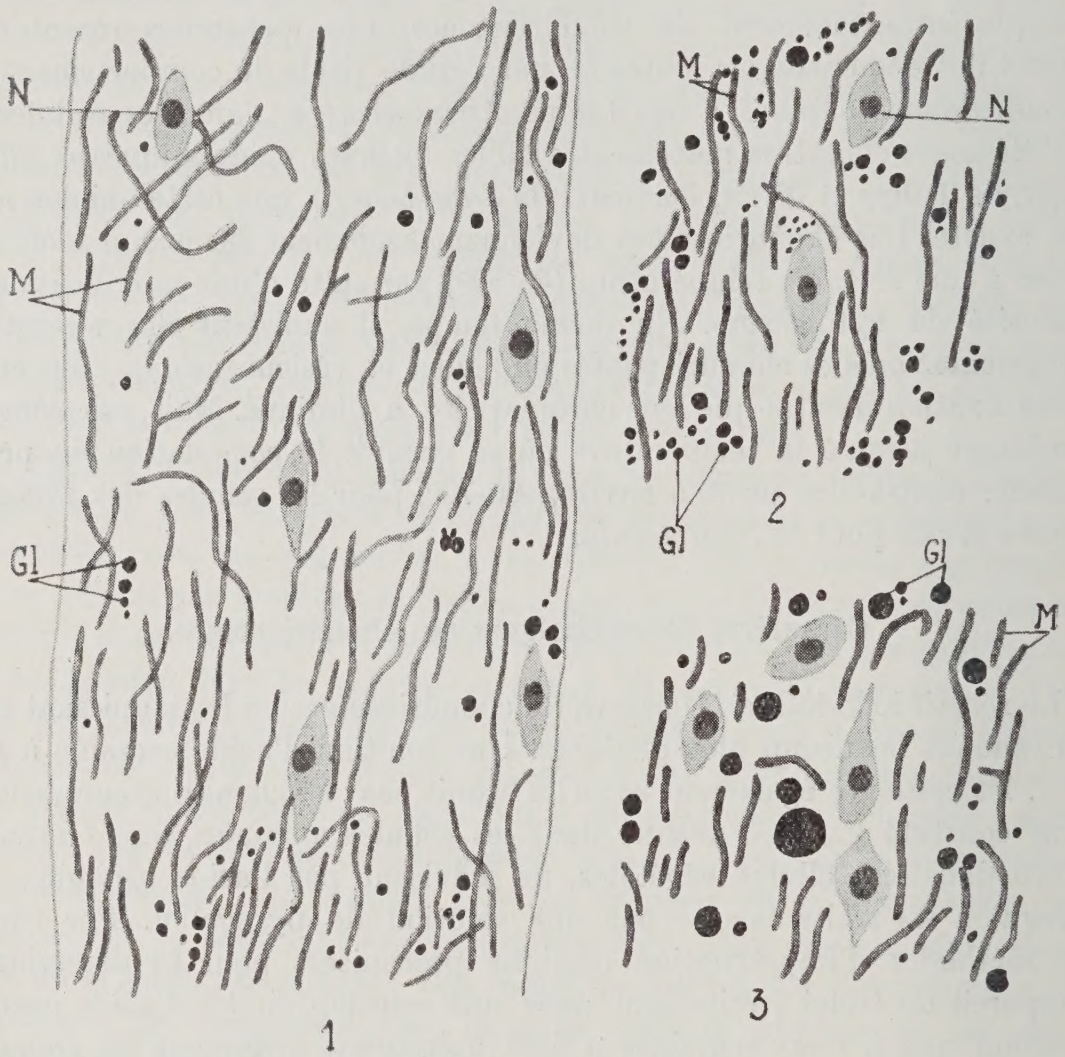


FIG. 35. — 1. Siphons de *Saprolegnia* fixés par la méthode de Meves et colorés par la fuchsine acide. — N. : noyaux. — M. : chondriosomes (teints en rouge par la fuchsine). — Gl. : granulations lipoïdiques noircies par l'acide osmique du fixateur. — 2 et 3 : détails du protoplasma chez ce même Champignon. — La comparaison avec la figure 31 permet de reconnaître que les chondriosomes ont été parfaitement conservés par le fixateur (d'après GUILLIERMOND, 1922).

thode de Regaud) ou simple formol (1) — au contraire, conservent les chondriosomes aussi fidèlement que possible dans la forme qu'ils possèdaient sur le vivant (fig. 35). Après l'action de ces fixateurs, les chondriosomes se colorent électivement, d'une manière intense, par l'hématoxyline ferrique, la

1. La méthode de Regaud consiste en une fixation par le mélange suivant : formol commercial 20 p. et solution de bichromate de potasium 80 p., suivie de traitement, pendant un temps déterminé, dans une solution de bichromate de potassium à 3 % ; on colore ensuite par l'hématoxyline ferrique. Quant aux fixateurs de Meves et de Benda, ce sont des mélanges de solutions aqueuses d'acides osmique et chromique. La coloration peut se faire ensuite par la fuchsine acide (KÜLL), le violet cristal (BENDA) ou l'hématoxyline ferrique.

fuchsine acide et le violet cristal. Alvarado a indiqué également une méthode d'imprégnation argentique (modification de celle de Rio Hortega) qui permet d'obtenir de très belles colorations des chondriosomes. Les recherches de Giroud sur des cellules animales et celles de Milovidov sur des cellules végétales ont démontré que les chondriosomes présentent toutes les réactions des protéides. On peut donc admettre que les chondriosomes sont constitués, comme le cytoplasme, par des lipoprotéides ; mais ils paraissent beaucoup plus riches en lipoïdes que le cytoplasme. Les fixateurs ordinaires paraissent donc détruire leurs lipoïdes, tout en laissant subsister leurs substances protéiques auxquelles correspondent les granulations de formes mal définies signalées plus haut. L'acide trichloracétique, cependant, paraît les conserver par son action coagulante (Mascré).

Origine des chondriosomes

Les travaux de cytologie animale ont prouvé l'existence constante de chondriosomes dans toutes les cellules. La plupart des cytologistes admettent que les chondriosomes ne se forment pas *de novo*, mais se transmettent, de cellules en cellules, par division. Toutefois, la question n'est pas résolue ; elle est encore discutée par certains auteurs.

L'étude des chondriosomes dans un très grand nombre de cellules végétales a permis de constater que les chondriosomes sont présents dans toutes les cellules et persistent pendant toute la durée de la vie de celles-ci sans présenter de variations sensibles dans leur quantité. Les cellules jeunes paraissent renfermer beaucoup plus de chondriosomes que les cellules adultes, mais cela tient seulement à ce que leur cytoplasme, très dense, ne renferme que de petites vacuoles, tandis que les cellules adultes ont une grosse vacuole occupant la majeure partie de leur contenu. On n'a jamais constaté, sur un nombre considérable d'observations, une seule cellule où les chondriosomes fassent défaut. Il est vrai que, dans les Bactéries et les Cyanophycées, les chondriosomes semblent ne pas exister, mais ces organismes ont, par ailleurs, une structure très spéciale, dont il sera question plus loin, et qui les éloigne de tous les autres Végétaux. D'autre part, la présence de nombreuses figures de division de chondriosomes, la répartition de ces éléments entre deux cellules-filles pendant la mitose, paraissent indiquer que les chondriosomes se transmettent par division de cellules en cellules et ne se forment jamais *de novo*. Cependant la preuve irréfutable en est difficile à fournir ; mais nous verrons plus tard que certains arguments indirects sont tout à fait favorables à l'opinion que les chondriosomes conservent leur individualité au cours du développement. Les observations vitales qui ont pu être réalisées, ces dernières années, sur les cellules animales, grâce aux cultures de tissus, ont montré, d'ailleurs, que les chondriosomes sont des formations permanentes du cytoplasme et voici comment s'exprime, à ce sujet, G. Levi, à qui on doit de remarquables recherches sur cette question : « Les cellules des cultures *in vitro* étudiées vivantes pendant les deux premiers jours de leur vie se prêtent admirable-

ment à l'étude du chondriome, parce que, le plus souvent, il n'y a ni gouttes de graisse, ni autres enclaves pouvant gêner l'observation. Dans plusieurs centaines de ces cultures que j'ai étudiées vivantes pendant longtemps, je ne trouvais jamais de cellules dans lesquelles manquaient les chondriocontes ; il est vrai qu'ils deviennent moins manifestes, si la viscosité du colloïde homogène dans lequel ils sont suspendus s'accroît, mais si, dans la suite, celui-ci redevient fluide, les chondriocontes deviennent à nouveau visibles. En tous cas, ils apparaissent bien distincts si on fixe et colore les cellules à cytoplasme plus visqueux ; ainsi donc, dans ce cas, leur préexistence sur le vivant est un fait hors de doute ».

Relation des chondriosomes ordinaires avec les produits d'élaboration de la cellule.

Par contre, l'étude des chondriosomes dans les cellules végétales n'a permis de constater aucune attitude morphologique de ces éléments qui puisse nous fournir la moindre indication sur leur rôle. Les observations vitales réalisées par Guilliermond ont démontré que les chondriosomes n'ont pas de rôle direct dans la formation des produits de sécrétion du cytoplasme. C'est ainsi que, dans les Champignons aussi bien que dans les Phanérogames, les graisses apparaissent directement dans le cytoplasme, en dehors des chondriosomes, sous forme de petits granules faciles à distinguer de ces derniers par leur réfringence beaucoup plus accusée, et leurs propriétés osmio-réductrices. De même, il est facile, de s'assurer, en observant certains Champignons par le réactif iodo-ioduré, que le glycogène prend toujours naissance dans le cytoplasme sous forme de plages ou de granulations de formes irrégulières sans que les chondriosomes prennent part à sa formation. On a pu démontrer également que les pigments caroténoïdes qui se rencontrent dans les paraphyses de certaines Pézizinées (*Humaria rutilans*) et dans les Levures rouges apparaissent dans des granulations lipoïdiques qui n'ont aucune relation avec les chondriosomes. Il est vrai que, dans les jeunes asques de certaines Pézizinées et dans les basides des Autobasidiomycètes, on a constaté, comme nous l'avons vu, que tous les chondriocontes forment, sur leur trajet, des renflements vésiculeux (1) analogues à ceux dans lesquels naissent les grains d'amidon au sein des leucoplastes en forme de chondriocontes. On a donc supposé que ces vésicules, qui apparaissent dans les stades où s'élaborent les produits de réserve de l'asque et de la baside, et disparaissent ensuite, pourraient correspondre à la formation de certains de ces produits. Mais il a été démontré qu'aucune des matières de réserve connues de l'asque et de la baside (graisse, glycogène, métachromatine) ne se forme dans ces vésicules et l'on n'a pu déceler, d'autre part, dans celles-ci, la présence d'aucune substance spéciale ; comme des vésicules semblables se forment sous l'influence des

1. La présence de ces vésicules, observée par Guilliermond dans un grand nombre d'Ascomycètes et de Basidiomycètes, a été retrouvée de nouveau tout récemment, dans les jeunes asques d'*Ascoidea rubescens*, par Varitchak.

moindres altérations de la cellule, on peut se demander si elles ne résultent pas simplement d'une altération occasionnée par les fixateurs dans une phase où le chondriome serait plus fragile. On peut aussi supposer que ces vésicules proviendraient d'une modification d'imbibition du cytoplasme qui se produirait normalement à ce stade. Il reste cependant possible que ces vésicules témoignent de l'élaboration de substances solubles non décelables. La question n'est pas encore résolue.

Quoi qu'il en soit,le rôle élaborateur attribué aux chondriosomes dans les cellules animales n'a donc pu être vérifié par les observations très précises qui ont été faites sur les cellules végétales. D'ailleurs, les observations vitales faites dans les cultures de tissus par W. H. et M. R. Lewis et par G. Levi, de même que les récentes études de Parat n'ont pas confirmé non plus ce rôle dans les cellules animales. On a donc certainement exagéré la part de ces éléments dans les élaborations du cytoplasme et l'on ne possède qu'une observation tout à fait démonstrative (1), celle de R. Noel, qui a constaté que les chondriosomes du foie des Mammifères sont capables d'accumuler des protéides et jouent le rôle de protéoplastes. Le rôle des chondriosomes reste donc obscur. Nous discuterons plus loin les hypothèses qui ont été proposées.

CHONDRIOSOMES ACTIFS DANS LA PHOTOSYNTHÈSE OU PLASTES

Caractères morphologiques et évolutifs des plastes dans les Phanérogames. — Les plastes sont des organites incapables de se former *de novo* et se transmettant par division de cellules en cellules. Ils se rencontrent dans toutes les cellules des Végétaux chlorophylliens et à tous les stades de leur développement, à l'exception des Cyanophycées.

Dans les Phanérogames, par lesquelles nous commencerons cette étude, ils peuvent affecter des aspects très divers, selon qu'ils sont à l'état de repos fonctionnel ou en activité. A l'état de repos, ce sont de très petits éléments de 1 μ ou de moins de 1 μ de largeur, en forme de mitochondries, de bâtonnets ou de chondriocontes onduleux, parfois ramifiés,tout à fait semblables aux chondriosomes ordinaires, non seulement par leurs formes, mais encore par leurs caractères histochimiques. Ces éléments ne diffèrent des chondriosomes ordinaires que par le pouvoir de former dans leur intérieur, de l'amidon, de la chlorophylle, des pigments du groupe de la xanthophylle et du carotène et parfois des protéides : le produit qu'ils élaborent modifie transitoirement ou définitivement leur forme, ce qui permet, au moment de leur fonctionnement, de les distinguer assez facilement des chondriosomes ordinaires. C'est surtout dans les tissus chlorophylliens que les plastes se distinguent facilement car ils se présentent alors sous forme de gros corpuscules chargés de chlorophylle.

Originellement à l'état d'éléments semblables aux chondriosomes ordi-

1. D'après les recherches de Paillot et Noel il semblerait bien aussi que certains pigments puissent prendre naissance dans les chondriosomes.

naires, dans l'œuf et les tissus embryonnaires, les plastes sont susceptibles, au cours de la différenciation cellulaire, de former en leur sein, selon les

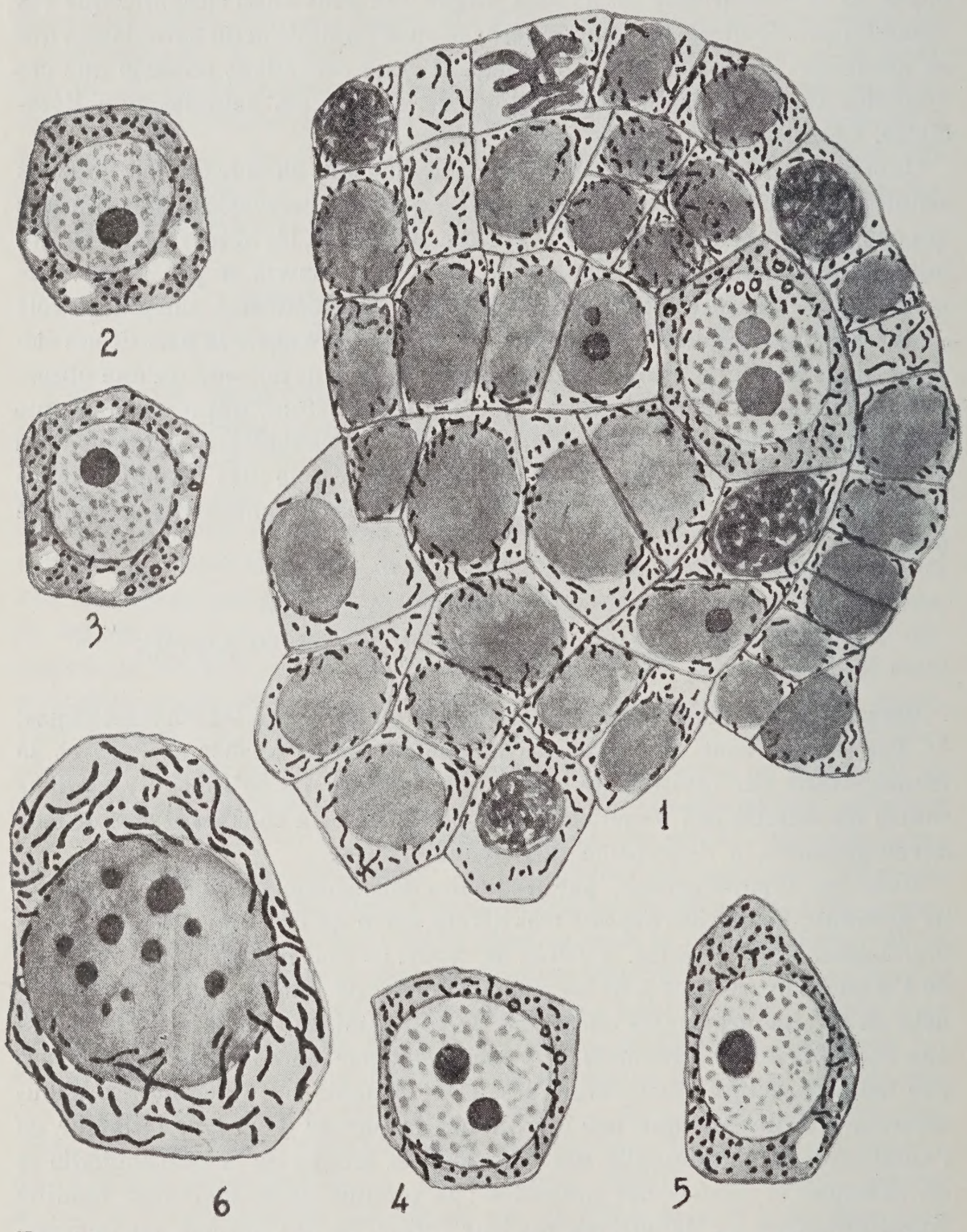


FIG. 36. — Chondriome dans le nucelle d'un ovaire très jeune de *Tulipa suaveolens*. — 1, cellules du nucelle et, au milieu d'elles, la première ébauche du sac embryonnaire. — 2, 3, 4 et 5, ébauches de sac embryonnaire. — 6, *Id.*, à un plus fort grossissement (Méthode de Regaud, d'après GUILLIERMOND, 1919).

cellules où ils se transmettent, de la chlorophylle, des pigments xanthophylliens et carotiniens, etc. Il semble que tous aient, en outre, le pouvoir de condenser dans leur intérieur les hexoses en amidon lorsque les cellules auxquelles ils appartiennent renferment un excès de ces sucres.

On distingue sous le nom de *leucoplastes*, ou *amyloplastes* (1) tous les plastes qui ne renferment ni chlorophylle, ni autres pigments, c'est-à-dire tous les plastes des cellules embryonnaires et tous ceux qui se trouvent dans les cellules des organes adultes dépourvus de chlorophylle ou d'autres pigments (racines, épidermes), et qui sont inactifs ou n'ont d'autre fonction apparente que de condenser des hexoses en amidon. On donne le nom de *chloroplastes* à tous les plastes qui renferment de la chlorophylle et celui de *chromoplastes* à tous ceux qui forment exclusivement des pigments xanthophylliens ou carotiniens. Enfin, on peut réserver celui de *protéoplastes* à ceux qui accumulent des protéides.

Les leucoplastes

L'évolution des plastes dans les Phanérogames, restée pendant très longtemps obscure, est aujourd'hui bien connue, grâce aux travaux de GUILLIERMOND. Dans ces Végétaux, les plastes se rencontrent dans les cellules sexuelles et dans les cellules embryonnaires à l'état de leucoplastes, qu'il n'est, en général, pas possible de distinguer des autres chondriosomes. Si l'on étudie, par exemple, la formation du sac embryonnaire dans *Tulipa suaveolens*, à l'aide des méthodes mitochondriales, on observe, dans toutes les cellules du nucelle, un chondriome, constitué par des chondriocontes peu allongés, de courts bâtonnets et des mitochondries, ne différant en rien du chondriome des cellules animales (fig. 36). Tous ces éléments offrent les mêmes dimensions et se colorent de la même manière, en sorte qu'il est impossible de savoir quels sont ceux qui correspondent aux futurs plastes et ceux qui représentent les autres chondriosomes. Le sac embryonnaire, qui dérive d'une des cellules du nucelle, présente un

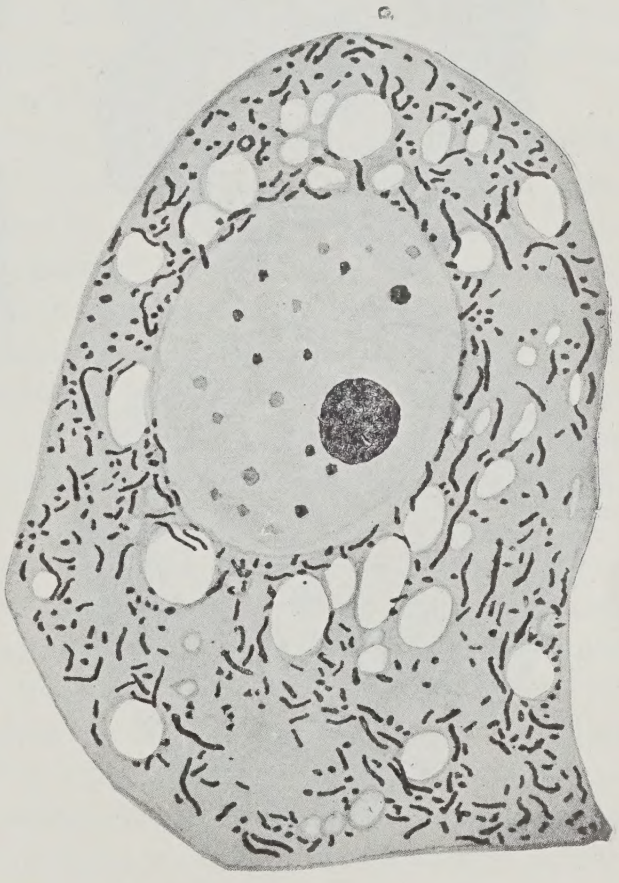


FIG. 37. — Sac embryonnaire de *Lilium candidum*, au début de son développement avec chondriome au sein duquel il est impossible de distinguer les plastes des autres chondriosomes (Méthode de Regaud, d'après GUILLIERMOND, 1920.

1. Il nous semble préférable d'employer exclusivement le terme leucoplaste (plaste incolore), étant donné que tous les plastes, aussi bien les plastes dépourvus de pigment que les chloroplastes, paraissent avoir le pouvoir de former de l'amidon et méritent le nom d'amyloplastes.

chondriome formé presque exclusivement par des grains et de courts bâtonnets. A un stade ultérieur, on constate qu'une partie des éléments de ce chondriome se transforme en longs chondriocontes. Bien que ces

FIG. 38. — 1, Ebauche de sac embryonnaire de *Lilium croceum*, entourée par des cellules nucellaires. — 2, Sac embryonnaire de la même espèce à un stade ultérieur : début de la formation des protéoplastes. — 4, Détail d'un sac embryonnaire de la même espèce, à un stade encore plus évolué : les protéoplastes sont devenus volumineux. — 3, Sac embryonnaire de *Lilium candidum*, avec protéoplastes en voie de formation (Méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

chondriocontes ne manifestent aucun rôle élaborateur, il semble, d'après ce que nous observerons dans le sac embryonnaire du Lis, qu'ils correspondent aux leucoplastes.

Dans le *Lilium croceum*, on ne trouve, dans les cellules du nucelle et dans le sac embryonnaire, au début de son développement, que des mitochon-

dries. Dans le *Lilium candidum*, au contraire, on observe (fig. 37), dans le sac embryonnaire, au même stade, un mélange de mitochondries, de courts bâtonnets et de chondriocontes peu allongés. Dans les deux espèces, on constate qu'un peu avant le stade synizesis, une partie de ces éléments se transforment en chondriocontes, puis s'épaississent et produisent, sur leur trajet, des renflements qui grossissent beaucoup, en se chargeant de protéide (fig. 38) ; ces chondriocontes, qui représentent les plastes, prennent donc les caractères des *protéoplastes* que nous décrirons plus loin. Les autres éléments conservent leurs dimensions primitives, mais montrent une tendance à s'allonger en chondriocontes que l'on distingue des plastes par le fait qu'ils restent très minces ; ils correspondent aux chondriosomes proprement dits. Cependant, tous les plastes ne se transforment pas en protéoplastes ; ceux qui se trouvent au voisinage du noyau prennent l'aspect de grains légèrement plus gros que les chondriosomes ordinaires, et, après la fin des trois mitoses successives, se distribuent sous cette forme dans l'oosphère, les synergides et les antipodes, ainsi qu'autour du noyau du sac embryonnaire, avec un certain nombre d'autres chondriosomes en formes de grains, bâtonnets ou chondriocontes plus ténus.

Si l'on examine, d'autre part, par la même méthode, les cellules-mères primordiales des grains de pollen de *Lilium candidum*, on observe un chondriome formé par un mélange de grains, de bâtonnets et de courts chondriocontes, parmi lesquels il est impossible de distinguer les plastes des autres chondriosomes (fig. 39). Dans les cellules-mères définitives des grains de pollen, tous ces éléments prennent l'aspect de grains ; il en est qui se distinguent par leur taille très légèrement plus élevée et qui correspondent aux leucoplastes (fig. 39, *2* et *3*). Au cours des deux dernières mitoses successives, les leucoplastes prennent la forme de chondriocontes, tandis que les chondriosomes proprement dits restent à l'état de grains (fig. 39, *4* à *7*) ; puis, à la fin de ces mitoses, au stade tétrade, les chondriocontes se segmentent en grains un peu plus gros que les chondriosomes ordinaires (fig. 39, *8*). Finalement, lorsqu'il est parvenu au terme de son développement, le grain de pollen possède, dans son cytoplasma, deux catégories de grains : les uns, légèrement plus gros que les autres, élaborent de l'amidon par un processus que nous décrirons plus loin et représentent les leucoplastes, tandis que les autres, plus petits, correspondent aux chondriosomes ordinaires (fig. 39, *10*). On retrouve les deux séries d'éléments dans la cellule génératrice, où cependant il ne se forme pas d'amidon. Des phénomènes assez semblables ont été décrits dans la formation du pollen de plantes très diverses, notamment par Mlle Py dans *Helleborus fœtidus* (fig. 40). Wagner et Prosina ont signalé, dans diverses Angiospermes, l'accumulation des chondriosomes groupés en une masse compacte entourant les noyaux pendant les mitoses réductrices.

On ignore encore ce que deviennent les plastes et les autres chondriosomes dans la fécondation et dans les premiers stades du développement de l'œuf ; mais on sait que, dans l'embryon encore très jeune, toutes les cellules renferment un chondriome constitué par un mélange de grains, de bâtonnets

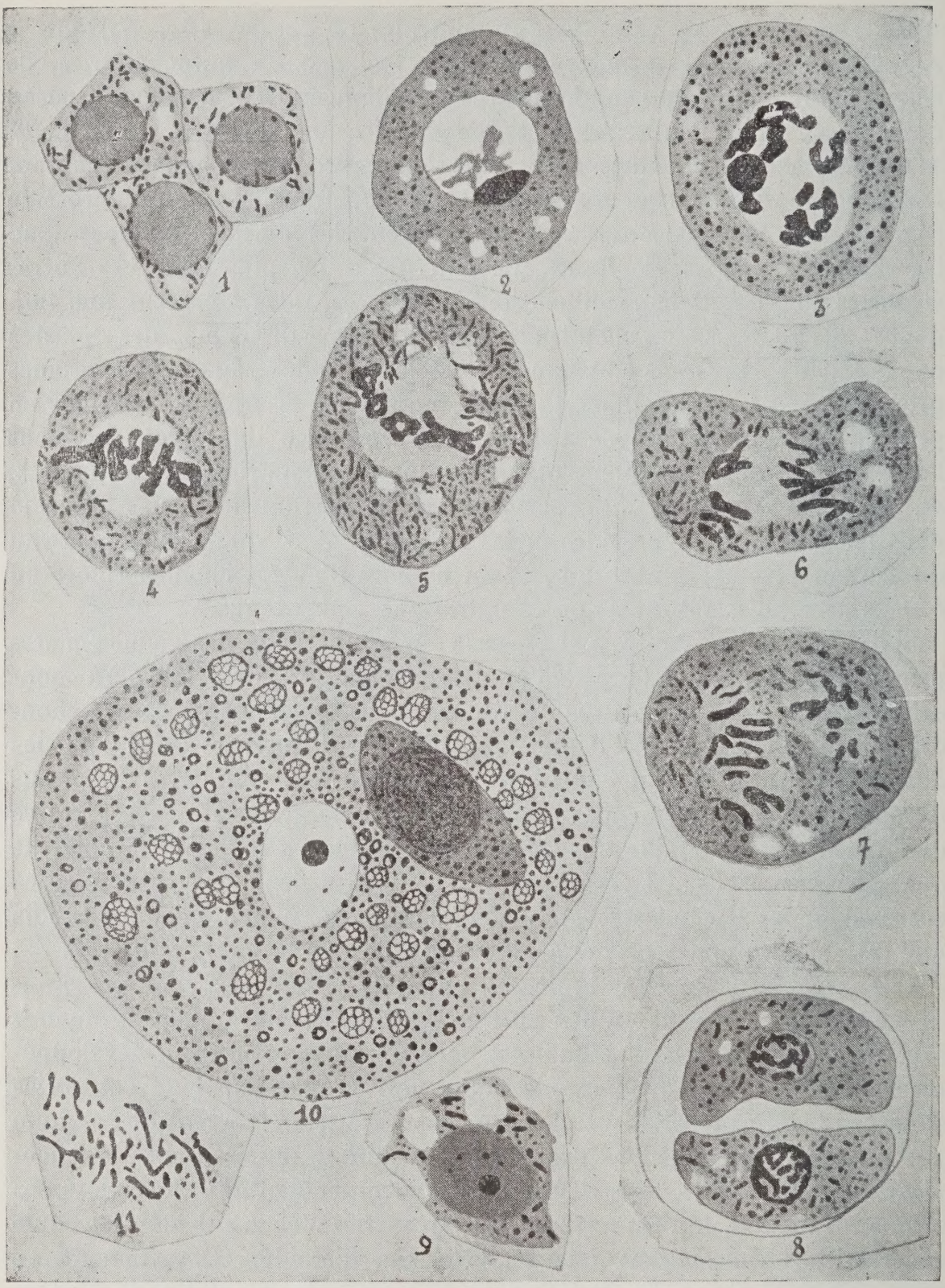


FIG. 39. — Evolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen de *Lilium candidum*. — 1, Cellules-mères primordiales des grains de pollen. — 2. Cellule-mère définitive d'un grain de pollen, au stade synizesis : les leucoplastes apparaissent sous forme de grains légèrement plus gros que les autres mitochondries — 3. *Id.*, au début de la prophase. — 4 et 5, *Id.*, à la métaphase ; les leucoplastes ont pris la forme de chondriocontes. — 6 et 7, *Id.*, à l'anaphase. — 8, Délimitation des grains de pollen. — 9, Jeune grain de pollen. — 10, Grain de pollen définitivement constitué : les leucoplastes se distinguent des autres mitochondries par leurs dimensions un peu plus élevées ; beaucoup forment de l'amidon, et l'on observe tous les stades de formation des grains d'amidon composés. — 11, Portion de chondriome d'une cellule-mère, pendant la mitose, à un très fort grossissement ; on y voit les leucoplastes en forme de chondriocontes, et les autres chondriosomes (mitochondries) (Méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1920).

et de chondriocontes, parmi lesquels il est impossible de distinguer les chondriosomes ordinaires des leucoplastes (Guilliermond). Pendant le développement de l'embryon, on constate que, dans les régions différenciées de la racine, une partie des éléments de ce chondriome, principalement les chondriocontes, élaborent des grains d'amidon et représentent, par

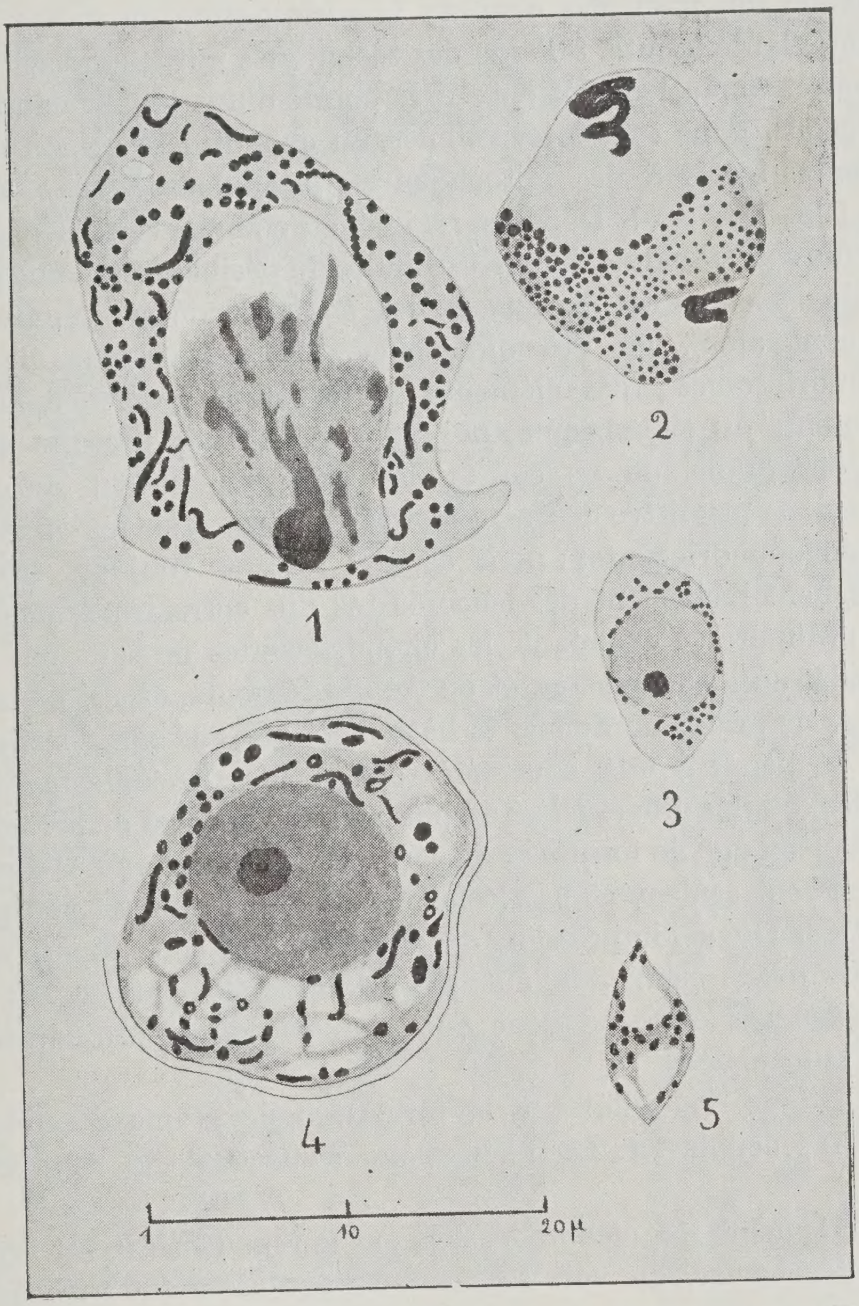


Fig. 40. — Chondriome dans le pollen d'*Helleborus fœtidus*. — 1, Stade du synizesis. — 2, fin de la première division méiotique (accumulation des chondriosomes autour des figures nucléaires) ; — 4, grain de pollen. — 3, 5, cellules génératrices (d'après Mlle Py, 1929 ; méthode de Regaud).

conséquent, les leucoplastes. Il en est de même dans les cotylédons et dans l'axe hypocotylé, où, parfois même, les leucoplastes se transforment, dès ce moment, en chloroplastes. Ces plastes persistent dans la graine à l'état de vie ralentie où ils semblent prendre, ainsi que les chondriosomes, la forme granuleuse, pour revenir, au début de la germina-

tion, à la forme chondrioconte. Il semble que la forme granuleuse que prennent les leucoplastes et les chondriosomes dans la graine à l'état de vie ralentie soit en relation avec la déshydratation de celle-ci. Les formes bâtonnet et chondrioconte apparaîtraient, inversement, sous l'influence de l'hydratation (WAGNER).

Pour suivre avec précision l'évolution des leucoplastes, il faut étudier les méristèmes des plantules pendant la germination, ou même les méristèmes d'une plante adulte, à l'aide des techniques mitochondriales. Si nous prenons, par exemple, le méristème de la pointe d'une jeune racine de Ricin, nous observons, dans toutes les cellules, un chondriome constitué par des chondriocontes mêlés à des mitochondries granuleuses et à de courts bâtonnets (fig. 41, *1* à *3*). Dans les régions où commence la différenciation cellulaire, on constate que, dans les cellules du périblème (1), une partie des éléments de ce chondriome, surtout les chondriocontes, s'épaississent et se distinguent alors, par des dimensions légèrement plus élevées, des autres chondriosomes ; ces éléments représentent les leucoplastes. Les autres éléments du chondriome, qui sont constitués presque exclusivement par des grains ou de courts bâtonnets, conservent, au contraire, leur dimension primitive ; un certain nombre d'entre eux peuvent s'allonger en chondriocontes ; mais ceux-ci restent toujours très minces et se distinguent facilement des leucoplastes : ils correspondent aux chondriosomes ordinaires. Cependant, les chondriocontes ne sont pas les seuls à correspondre aux leucoplastes, et on trouve toujours, en même temps, un petit nombre de grains ou de courts bâtonnets qui, eux aussi, s'épaississent légèrement et peuvent être considérés comme des leucoplastes. Il existe donc, dans les cellules différenciées du parenchyme cortical de la racine, deux catégories d'éléments, de formes et de caractères histochimiques semblables, qui se distinguent seulement par le fait que les uns sont un peu plus gros que les autres. On a l'impression de deux chondriomes superposés, l'un formé par de petits éléments, l'autre par de gros éléments (fig. 41, *2* à *4*). Les petits éléments correspondent aux chondriosomes ordinaires et les autres aux leucoplastes.

On assiste, dans ces cellules, à la formation de grains d'amidon dans l'intérieur des leucoplastes. Le phénomène s'effectue (fig. 41) comme il suit :

Lorsque le leucoplaste, comme c'est le cas le plus général, est représenté par un chondrioconte, on voit se produire sur un point quelconque de celui-ci un petit renflement dont le centre est occupé par une sorte de cavité, ce qui donne au renflement l'aspect d'une vésicule. La cavité est occupée par un grain d'amidon que les techniques mitochondriales laissent incolore au sein de la substance mitochondriale fortement colorée. Généralement, d'autres petits grains d'amidon apparaissent ensuite dans l'écorce mitochondriale entourant le premier grain formé, et le renflement, de

1. On nomme *périblème* (Cf. fig. 15) l'ensemble des assises cellulaires périphériques d'un méristème de racine ; ce sont les cellules du périblème qui, en s'allongeant et se différenciant, deviendront les cellules parenchymateuses de l'écorce.

FIG. 41. — Evolution des leucoplastes dans la racine de Ricin. — 1 à 5, cellules méristématiques avec leucoplastes et autres chondriosomes ; bien qu'il soit à peu près impossible de distinguer ceux-ci de ceux-là, on peut admettre que les chondriocontes représentent, en règle générale, les éléments de la lignée élaboratrice (en 2, 4 et 5, noyaux en mitose). — 7 à 10, cellules méristématiques en voie de différenciation avec formation de grains d'amidon au sein des chondriocontes (leucoplastes). — 12, cellule différenciée (parenchyme du cylindre central), avec chondriocontes élaborant des grains d'amidon composés (Méthode de Regaud ; × 1.500 ; d'après GUILLIERMOND, 1913).

vésiculeux qu'il était, prend un aspect spongieux, répondant à la présence de plusieurs grains d'amidon, séparés chacun par une mince écorce mitochondriale.

Le grain composé peut apparaître, soit à l'extrémité, soit au milieu du chondrioconte : dans le premier cas, il se prolonge d'un côté par une sorte de queue représentant le reste du chondrioconte qui se raccourcit au fur et à mesure que le grain s'accroît, tout en persistant toujours ; dans le second cas, le grain se prolonge à ses deux extrémités par une partie effilée. Très fréquemment, enfin, un même chondrioconte peut former sur son trajet plusieurs renflements qui deviennent chacun le point de départ d'un grain d'amidon composé. En ce dernier cas, les grains d'amidon apparaissent reliés les uns aux autres par de minces filaments, restes du chondrioconte formateur.

Lorsque le leucoplaste est représenté par un grain ou un court bâtonnet, celui-ci se transforme intégralement en une vésicule qui subit la même évolution que les vésicules formées sur le trajet des chondriocontes et devient le point de départ d'un grain d'amidon composé.

En traitant par le réactif iodo-ioduré une préparation fixée et colorée par la méthode de Regaud, on obtient la réaction caractéristique de l'amidon contenu dans les vésicules formées à l'intérieur des leucoplastes ; ceux-ci restent colorés en noir par l'hématoxyline. D'autres techniques permettent d'ailleurs d'obtenir de doubles colorations des leucoplastes et des grains d'amidon contenus à leur intérieur.

Pendant toute la durée de leur croissance, les grains d'amidon restent enveloppés d'une mince écorce mitochondriale. Ces grains d'amidon se résorbent ensuite dans l'intérieur du leucoplaste qui les a formés ; puis celui-ci se reconstitue et reprend la forme d'un long chondrioconte pouvant élaborer de nouveau les grains d'amidon. Les leucoplastes ne se détruisent donc pas en fonctionnant et les mêmes leucoplastes peuvent continuer indéfiniment à fonctionner.

Il est à remarquer que les leucoplastes sont loin de se distinguer toujours, par leur dimensions, des chondriosomes ordinaires qui coexistent avec eux ; c'est ainsi que, dans les racines âgées, ils tendent à s'allonger en s'amincissant et il devient souvent très difficile de les distinguer des autres chondriosomes. Cette distinction est d'autant plus malaisée que l'amidon ne se forme jamais simultanément dans tous les leucoplastes et qu'il y a toujours des leucoplastes qui restent au repos tandis que les autres fonctionnent.

En tous cas, dans toutes les cellules du parenchyme du plérome (1), puis du cylindre central, les leucoplastes conservent toujours les dimensions qu'ils possédaient dans les cellules du méristème (fig. 41, *1* à *11* et 42,*1*), et ne se distinguent des chondriosomes ordinaires que par les formes de longs chondriocontes qu'ils affectent le plus souvent. Ces chondrio-

1. On nomme *plérome* (Cf. fig. 15) l'ensemble des assises cellulaires axiles (sous-jacentes au périblème) d'un méristème de racine ; ce sont les cellules du plérome qui, en s'allongeant et se différenciant, deviendront les cellules diversement spécialisées (conductrices ou parenchymateuses) du cylindre central.

FIG. 42. — Leucoplastes et autres chondriosomes dans la racine de Ricin. — 1, dans une cellule différenciée du parenchyme du cylindre central. — 2 à 4, dans les cellules différenciées du parenchyme de l'écorce. En 1, l'on ne peut distinguer les plastes des chondriosomes ordinaires ; toutefois, quelques éléments élaborant de l'amidon doivent être considérés comme appartenant à la lignée des plastes. — Dans les cellules de l'écorce (2 à 4), au contraire, les leucoplastes (P), bien que de même forme que les autres chondriosomes (M) sont nettement plus gros (Méthode de Regaud ; × 3.000 ; d'après GUILLIERMOND (1921).

contes élaborent des grains d'amidon par le processus même que nous venons de décrire.

Dans la plupart des racines (Pois, Haricot, Courge, *Allium Cepa*, *Elodea canadensis*), les leucoplastes offrent les mêmes caractères que dans la racine de Ricin. Ils affectent, dans les cellules du méristème, les formes de chondriocontes et parfois aussi de courts bâtonnets et de grains, qu'il est impossible de distinguer des chondriosomes ordinaires de même forme. Ce n'est que pendant la différenciation des cellules que ces éléments prennent, dans les cellules du parenchyme cortical, des dimensions légèrement supérieures à celles des autres chondriosomes, ce qui permet alors de les en distinguer. Toutefois, cette distinction est très fréquemment impossible : dans les cellules du parenchyme du cylindre central, les leucoplastes conservent, en effet, les mêmes dimensions que les chondriosomes ordinaires et ne peuvent être distingués de ceux-ci que lorsqu'ils forment de l'amidon. Enfin, les leucoplastes sont très polymorphes et il y a des phases où, même dans les cellules du parenchyme cortical, ils s'étirent, diminuent d'épaisseur et se confondent absolument avec les autres chondriosomes, bien qu'en général, ils soient toujours sous forme de chondriocontes et plus longs que ne le sont ceux-ci.

Les leucoplastes se rencontrent sous des formes semblables dans les cellules épidermiques adultes des divers organes de la plupart des Phanérogames, qui, on le sait, ne renferment ordinairement pas de chlorophylle. Ces leucoplastes sont particulièrement faciles à étudier dans les cellules épidermiques adultes des feuilles et des pièces florales des Monocotylédons (Iris, Tulipe, etc...) où ils se présentent exclusivement comme de longs et minces chondriocontes, parfois ramifiés, constituant, avec les autres chondriosomes, qui revêtent les formes de grains, bâtonnets ou courts chondriocontes, un ensemble tout à fait semblable au chondriome d'une cellule animale (fig. 44). Ces leucoplastes ne produisent que de très petits grains d'amidon dans les premiers stades du développement ; ils sont donc inactifs pendant la plus grande partie de la vie des cellules épidermiques, si bien que pour les reconnaître des chondriosomes proprement dits, il est nécessaire de suivre toute leur évolution. Ils apparaissent parfois, dès le début du développement, directement sous forme de chondriocontes nettement distincts des chondriosomes ordinaires qui sont exclusivement à l'état de grains ou de courts bâtonnets (épidermes d'*Iris germanica*). Dans d'autres cas, ils affectent, au début, la forme de grains ou de courts bâtonnets et ne sauraient alors être distingués des autres chondriosomes qui revêtent les mêmes formes, mais se changent, ensuite, en longs chondriocontes (épiderme des pétales de Tulipe). Dans les cellules épidermiques des écailles du bulbe d'*Allium Cepa* (fig. 43), ils ne forment jamais d'amidon et se présentent sous forme d'éléments très polymorphes : chondriocontes allongés, parfois ramifiés, souvent munis de renflements, pleins ou creusés de grosses vésicules, fuseaux, grains, qu'il est très difficile de distinguer des autres chondriosomes, qui, eux, affectent les formes de grains, de courts bâtonnets et parfois de longs chondriocontes. Le seul caractère qui permette de les séparer est leur

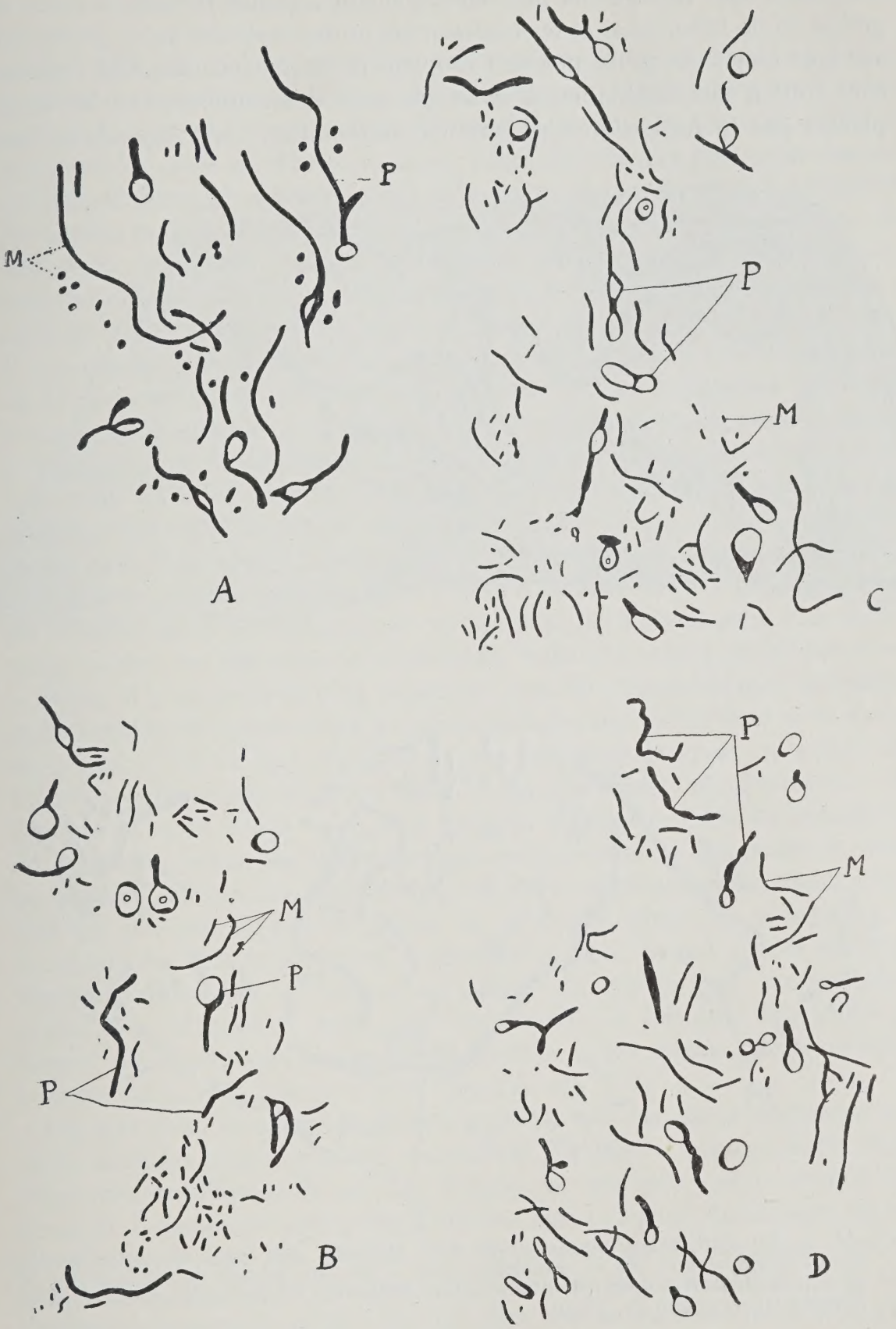


FIG. 43. — Leucoplastes et chondriosomes ordinaires dans les cellules épidermiques des écailles du bulbe d'*Allium Cepa*. — P, leucoplastes. — M, chondriosomes ordinaires. — Les leucoplastes forment des vésicules semblables à celles dans lesquelles naissent les grains d'amidon ; elles ne contiennent cependant, dans cet objet, aucune trace de ce produit. (Méthode de Regaud ; × 1.500 ; d'après GUILLIERMOND, 1931).

dimension très légèrement plus élevée, surtout quand ils sont à l'état de grains ou de bâtonnets, et les renflements ou les vésicules qu'ils présentent sur leur trajet lorsqu'ils affectent la forme de chondriocontes. Ces vésicules sont tout à fait semblables à celles qui sont déterminées dans les leucoplastes par la formation d'un grain d'amidon (fig. 43) ; cependant, elles

FIG. 44. — *En haut*, cellule épidermique d'un stigmate très jeune d'*Iris germanica*, avec leucoplastes et autres chondriosomes. — *En bas*, groupe de leucoplastes (P) et autres chondriosomes (M) d'une même cellule (× 3.000; méthode de Regaud; d'après GUILLIERMOND, 1920).

ne renferment pas d'amidon et l'on ignore si elles sont le témoin de l'élaboration, dans leur intérieur, d'un produit soluble et indécelable ou si elles correspondent à un début de dégénérescence de ces plastes. On retrouve des vésicules semblables dans les leucoplastes des cellules épidermiques du stigmate de la fleur d'*Iris germanica* (fig. 44) : ici, elles se développent

pendant la digestion des grains d'amidon qui laissent à leur place une vésicule.

Dans tous les cas que nous avons examinés jusqu'ici, les leucoplastes se présentent, presque exclusivement, sous forme de chondriocontes. Cependant, il n'en est pas toujours ainsi. D'ailleurs, les leucoplastes sont extrêmement polymorphes et, dans certaines racines des plantes dont nous venons de citer, ils peuvent, sous certaines influences encore inconnues, présenter des formes un peu différentes. C'est ainsi que, dans certaines racines de Courge,on a constaté que les leucoplastes qui, d'ordinaire, se présentent, dans les cellules de l'écorce, comme de longs et épais chondriocontes, prennent, dans ces mêmes cellules, la forme d'assez gros grains arrondis(fig. 45). Il y a des cas, comme celui des cellules épidermiques des écailles du bulbe de *Lilium candidum*, étudié par Emberger, où le chondriome apparaît, d'abord, sous forme de mitochondries et de courts bâtonnets, parmi lesquels il est impossible de distinguer les plastes des autres chondriosomes ; puis l'on voit certains de ces éléments, correspondant aux leucoplastes, grossir et prendre l'aspect de petits leucoplastes ronds, plus gros que les autres chondriosomes qui, eux, se transforment tous en chondriocontes. Ces leucoplastes forment alors de gros grains d'amidon ; puis à la fin de la vie de l'écaille, après la digestion de cet amidon, les leucoplastes s'allongent pour donner des filaments se confondant avec les autres chondriosomes.

Enfin, il peut arriver, plus rarement, que les chondriosomes ordinaires et les leucoplastes se trouvent constamment, les uns et les autres, sous forme de grains. C'est ce que nous avons observé dans le grain de pollen du *Lilium candidum* (fig. 39). C'est aussi ce qui se produit dans le tubercule de Pomme de terre. Dans ce dernier cas (fig. 46), les cellules du méristème ne montrent jamais de chondriocontes, mais seulement des grains et, dans les cellules différenciées, les leucoplastes ne se distinguent des chondriosomes que par leur formes de grains un peu plus gros. De plus, dans le tubercule de Pomme de terre, le grain d'amidon, qui est simple ou semi-composé, au lieu de se former au milieu du plaste, naît sur un point voisin de sa périphérie ; aussi, en s'accroissant, il fait très vite saillie au dehors du leucoplaste qui se réduit bientôt à une mince calotte coiffant le grain sur le côté opposé à son hile (Cf. fig. 254).

On voit donc que, dans la grande majorité des cas, les leucoplastes ont, même dans les cellules adultes, exactement les mêmes formes que les chondriosomes ordinaires ; ils ne s'en distinguent que par leur pouvoir d'élaborer de l'amidon et aussi, dans certains, cas, par leurs dimensions légèrement plus élevées. En général, les dimensions des leucoplastes sont en rapport avec le volume que doivent prendre les grains d'amidon qu'ils sont destinés à former ; si ceux-ci doivent être très petits, les leucoplastes conservent les mêmes dimensions que les autres chondriosomes ; dans le cas contraire, les leucoplastes prennent des dimensions légèrement plus élevées que celles des chondriosomes proprement dits; il y a, toutefois, des exceptions à cette règle.

On trouve, cependant, des cas où les leucoplastes dérivés de chondrio-

FIG. 45. — 1. Cellules en voie de différenciation, avec leucoplastes (en forme de gros grains) et autres chondriosomes, dans le méristème d'une racine de Courge. — 2. Groupe de plastes et de chondriosomes ordinaires d'une autre cellule de même type. — 3. Diverses formes de leucoplastes et de chondriosomes dans une cellule différenciée du parenchyme cortical de la racine de Courge (× 3.000 ; méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1921).

contes typiques peuvent acquérir, dans les cellules adultes, des dimensions beaucoup plus élevées que celles des chondriosomes ordinaires. C'est ce que l'on observe notamment dans la racine de *Phajus grandifolius* (fig. 47). Dans les cellules du parenchyme cortical, ces organites ont l'aspect de bâtonnets ou de fuseaux à pointes effilées et parfois onduleuses, beaucoup plus gros que les autres chondriosomes qui se présentent sous forme de grains, de courts bâtonnets ou de chondriocontes minces. Ils donnent naissance à des grains d'amidon simples ou composés, qui se forment au milieu des bâtonnets, ou dans la partie renflée des fuseaux, en un point voisin de la périphérie : en s'accroissant, ces grains font saillie en dehors du leucoplaste qui, peu à peu, se réduit, comme dans la Pomme de terre, à une mince calotte coiffant le grain sur l'un de ses côtés (Cf. fig. 254). Ces

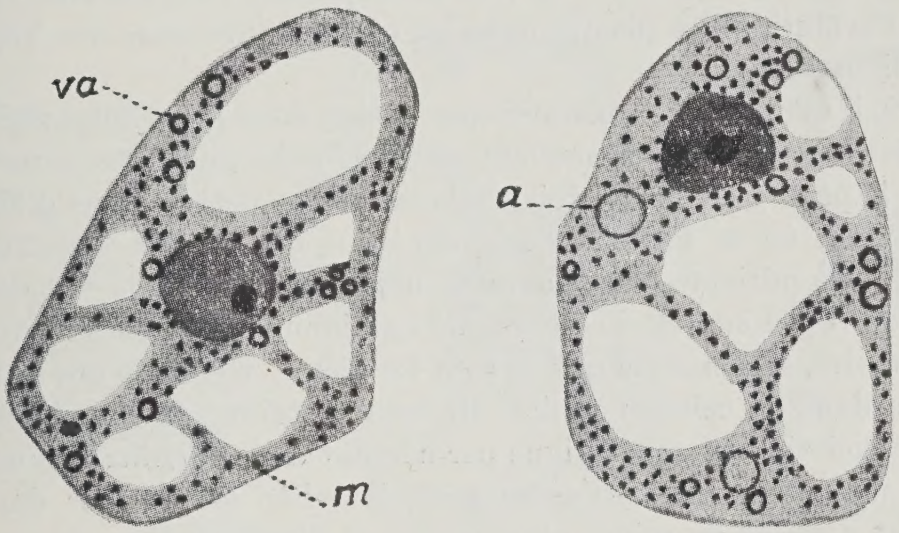


FIG. 46. — Cellules d'un tubercule de Pomme de terre. Les leucoplastes et chondriosomes ordinaires sont à l'état de grains ; certains plastes élaborent de l'amidon (*va*, *a*). (Méthode de Regaud, d'après GUILLIERMOND, 1913).

leucoplastes décrits, pour la première fois, par W. SCHIMPER, puis par Arthur MEYER, offrent souvent une forme nettement cristalline, attribuée par ces auteurs au fait qu'ils renfermeraient, dans leur axe, un cristalloïde protéique (cf. p. 319). La présence de ce cristalloïde n'est décelable par aucune technique, car les méthodes mitochondriales colorent les leucoplastes d'une manière absolument homogène. Cependant, sa présence est rendue probable par le fait qu'à la lumière, ces leucoplastes sont susceptibles de produire de la chlorophylle, et que cette chlorophylle reste localisée dans la partie médiane renflée, entourant une aiguille cristalline incolore qui se prolonge au dehors. Ces plastes paraissent donc élaborer à la fois un protéide et de l'amidon. Dans le cylindre central, au contraire, les leucoplastes se présentent souvent comme des chondriocontes à peine distincts des chondriosomes ordinaires.

Il semble exister, dans le rhizome de *Canna*, des leucoplastes semblables à ceux des *Phajus*.

Les exemples que nous venons de citer permettent d'expliquer les con-

troverses qui se sont produites entre W. Schimper et Belzung. En effet, tandis que W. Schimper eut la chance de trouver un matériel tel que la racine de *Phajus*, où les leucoplastes, assez gros, peuvent être observés sur le vivant, sans aucune difficulté, Belzung s'adressa à des plantules où les leucoplastes, très petits, sont extrêmement difficiles à déceler sur le vivant et ne peuvent être bien étudiés que par les techniques mitochondriales.

Les leucoplastes présentant, d'après ce que l'on vient de voir, les mêmes formes et les mêmes caractères histochimiques que les chondriosomes ordinaires, l'on serait conduit à admettre qu'ils dérivent de certains de ceux-ci, c'est-à-dire d'éléments apparemment quelconques d'un chondriome supposé unique, présent dans les cellules embryonnaires. Mais, comme nous l'avons dit, et comme la suite nous le montrera d'une façon plus précise, cette manière de voir est incompatible avec les faits tirés de l'étude de l'évolution des plastes dans les groupes inférieurs des Végétaux chlorophylliens.

D'ailleurs, il est facile de constater que, même dans les cellules embryonnaires où les leucoplastes ne peuvent pas être distingués des autres chondriosomes, il peut y avoir, parfois, élaboration de petits grains d'amidon. Or, cet amidon ne se forme qu'aux dépens d'une partie seulement des éléments du chondriome ; il y a donc déjà, à ce moment, des éléments spécialisés dans la fonction d'élaborer de l'amidon. En suivant la différenciation cellulaire, on constate que ce sont les mêmes éléments qui élaborent de l'amidon dans les cellules adultes et, dans certains cas, acquièrent une légère différenciation morphologique permettant de les distinguer des chondriosomes non amylogènes. D'autre part, il existe des racines dans lesquelles il est possible de suivre séparément, et d'une manière très précise, les deux catégories d'éléments qui, à un même stade, n'ont pas les mêmes formes ; c'est le cas de certaines racines de Courge, dans lesquelles tous les leucoplastes sont exclusivement représentés, dans le méristème, par des chondriocontes, et les autres chondriosomes par des grains et bâtonnets.

En suivant la différenciation des cellules de ces racines, on constate que, dans le cylindre central, les chondriocontes élaborent de l'amidon sans modifier leurs formes : au contraire, dans le parenchyme cortical, ils s'épaississent et peuvent prendre des formes diverses : grains, bâtonnets ou chondriosomes, nettement plus gros que les chondriosomes ordinaires restant à l'état de grains et de bâtonnets ou devenant parfois des chondriocontes.

Nous avons dit que les chondriosomes amylogènes, ou leucoplastes, ne se détruisent pas en fonctionnant. Ils subsistent, après la digestion de l'amidon qu'ils ont formé, même dans les cellules où ils n'ont plus aucune fonction (cellules épidermiques des feuilles, des bractées et des stigmates d'*Iris germanica*). De même, dans les cellules épidermiques des écailles du bulbe de *Lilium candidum*, nous avons vu que les leucoplastes persistent, après la résorption de leur amidon, jusqu'à la dégénérescence des cellules. Dans le tubercule d'Asphodèle, il ne se forme d'amidon que dans les racines très jeunes, avant leur tubérisation ; cet amidon est vite

FIG. 47. — Cellules de la racine de *Phajus grandifolius*. — 1, cellule du méristème avec chondriome d'aspect homogène. — 2 à 5, diverses phases de la différenciation des leucoplastes. — 6 à 8, cellules différenciées du parenchyme cortical avec leucoplastes fusiformes et chondriosomes ordinaires (chondriocontes). (Méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1913).

digéré et les tubercules ne renferment plus que des réserves de sucre ; cependant, les leucoplastes subsistent (Emberger). Dans certaines cellules spéciales même, ils s'accroissent beaucoup après la résorption de l'amidon et prennent l'aspect de gros globules sphériques qui se vésiculiseront ensuite. Il est même curieux de constater que, dans le tubercule de Pomme de terre, les grains d'amidon très gros, arrivés au terme de leur croissance, ne montrent plus qu'une très mince calotte mitochondriale coiffant l'un de leurs pôles : celle-ci est tellement mince qu'elle est à peine perceptible. Cependant, lors de la germination du tubercule, pendant la résorption des grains d'amidon, on voit cette calotte s'accroître peu à peu, devenir de plus en plus distincte et s'imprégner de chlorophylle, pendant que le grain se résorbe peu à peu. Finalement, à la place du grain d'amidon, se substitue un chloroplaste.

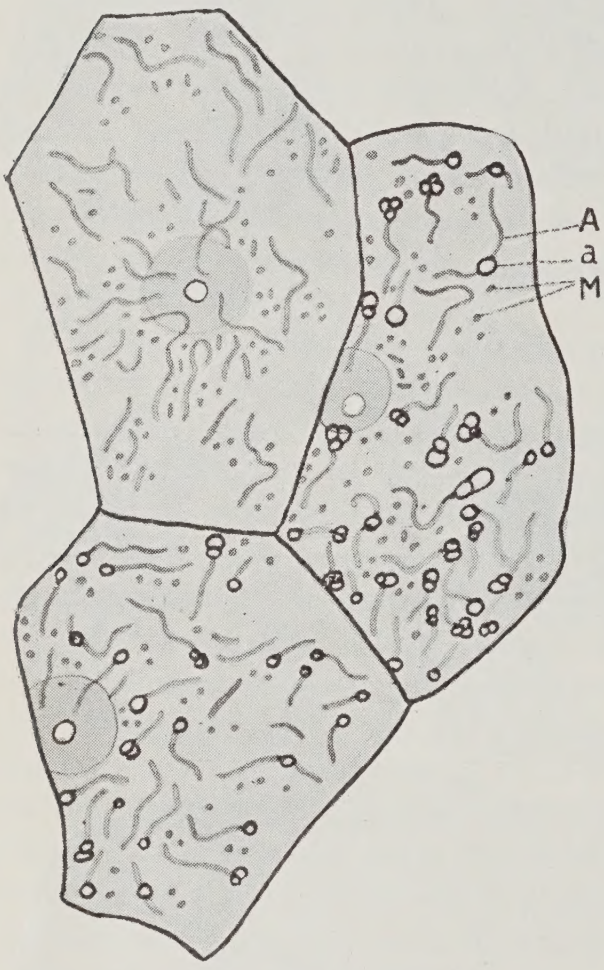


Fig. 48. — Cellules épidermiques d'une anthère jeune d'*Iris germanica*. Les leucoplastes (A) qui, dans deux cellules, élaborent de l'amidon (*a*), présentent des formes filamenteuses ; les chondriosomes ordinaires (M) sont des grains ou de courts bâtonnets (*in vivo* ; d'après Guilliermond, 1919).

Cependant, il y a des exceptions à la règle que nous venons d'énoncer : c'est ainsi, par exemple, que dans les cotylédons du Haricot, les gros grains d'amidon formés avant la maturation de la graine ne montrent plus, à la germination, aucune paroi mitochondriale. Au cours de la germination, on les voit se résorber peu à peu sans laisser aucune trace, tandis que des chloroplastes apparaissent aux dépens des leucoplastes restés jusqu'alors inactifs. Il n'en est pas de même dans les graines à germination hypogée comme les graines de Pois où les cotylédons restent sous terre : ici, les plus gros grains d'amidon sont digérés sans laisser de traces, tandis que les plus petits conservent leur paroi mitochondriale et se transforment en chloroplastes.

Guilliermond a pu trouver, dans les cellules épidermiques des fleurs et des feuilles de Monocotylédones, un matériel extrêmement favorable qui a permis de réaliser une étude vitale très précise des leucoplastes. C'est ainsi que les cellules épidermiques des feuilles et des bractées et, surtout, celles des très jeunes anthères d'*Iris germanica*, cellules qui sont très

grosses, montrent sur le vivant, avec une parfaite netteté, tous les détails de leur structure. Si l'on détache, à l'aide d'une aiguille lancéolée, un fragment de l'épiderme de l'anthère d'*Iris germanica*, puis l'observe dans le liquide de Ringer, on distingue, dans le cytoplasme homogène et transparent, un grand nombre de petits éléments, d'une réfringence très faible, affectant les formes de grains, de bâtonnets et de chondriocontes allongés et onduleux(fig. 48). Les grains et les bâtonnets représentent les chondriosomes ordinaires, tandis que les chondriocontes élaborent, sur leur trajet, de petits grains très réfringents qui sont des grains d'amidon ; ils représentent donc les leucoplastes. En montant la préparation dans une goutte de réactif iodo-ioduré, on obtient la réaction caractéristique de l'amidon dans les grains réfringents formés dans les chondriocontes, tandis que les chondriocontes eux-mêmes, colorés en jaune, ne présentent aucune altération. La même observation de la formation de l'amidon par les leucoplastes peut être faite dans beaucoup d'autres épidermes : jeunes cellules épidermiques de pétales de Tulipe blanche, cellules épidermiques des écailles du bulbe de Lis, etc...

Les chloroplastes.

Les chloroplastes, ou chondriosomes élaborateurs de chlorophylle (1), résultent de la différenciation de leucoplastes. Pour observer leur formation, il suffit d'examiner, à l'aide des méthodes mitochondriales, la gemmule d'une plantule, au début de sa germination, ou un bourgeon quelconque.

On constate, dans toutes les cellules du méristème de la tige et des plus jeunes ébauches foliaires, la présence d'un chondriome analogue à celui de la racine, constitué par un mélange de grains, de bâtonnets et de chondriocontes, parmi lesquels il n'est pas possible de distinguer les leucoplastes des autres chondriosomes.

Dans les zones inférieures du méristème de la tige et dans les ébauches foliaires plus développées, on assiste à la formation des chloroplastes et l'on peut constater qu'ici encore, ce sont surtout les chondriocontes qui correspondent à la variété élaboratrice et se transforment ensuite en chloroplastes. Ces éléments s'épaisissent peu à peu, puis forment, à leurs extrémités ou sur plusieurs points de leur trajet, de petits renflements qui leur donnent des formes d'haltères ou des aspects moniliformes. Les renflements grossissent, puis finissent par se séparer par rupture des parties effilées qui les réunissent. Ils apparaissent alors comme des corps assez gros, souvent encore munis de prolongements effilés, restes du chondrioconte formateur, présentant ainsi des aspects de fuseaux ou de têtards. Ces corps, qui représentent de jeunes chloroplastes, finissent par s'arrondir, puis élaborent dans leur intérieur de petits grains d'amidon qui leur donnent l'aspect de vésicules. Cet amidon, purement transitoire, ne tarde

1. On sait que la chlorophylle est toujours accompagnée, au niveau des chloroplastes, par d'autres pigments (carotène et xanthophylle), dont elle masque la teinte.

pas à se résorber ; puis les chloroplastes achèvent leur croissance après sa résorption et deviennent de gros corpuscules arrondis ou lenticulaires qui représentent les chloroplastes définitivement formés.

L'observation de la formation des chloroplastes est particulièrement facile à réaliser dans la gemmule d'Orge, par suite de la disposition parallèle et côte à côte de jeunes feuilles de divers âges, ainsi que par leur mode de croissance par un méristème basal. En examinant chaque feuille de bas en haut, on constate, à la base, dans les cellules du méristème, un chondriome constitué par un mélange de grains, de bâtonnets et de chondriocontes, et, dans la région moyenne, on assiste à la transformation d'une partie des chondriosomes en chloroplastes, tandis que, au sommet, les cellules déjà différenciées montrent des chloroplastes typiques. Dans presque tous les bourgeons, ces phénomènes se produisent de la même manière. Cependant, il arrive assez fréquemment que les leucoplastes soient représentés, en partie, par des mitochondries et il existe même des cas où, seuls, les grains possèdent le pouvoir d'élaborer et deviennent des chloroplastes, tandis que les chondriocontes correspondent aux chondriosomes proprement dits.

Dans quelques cas exceptionnels, les plastes présentent,dans les cellules du méristème,des formes nettement différentes de celles des chondriosomes ordinaires ; on peut ainsi les reconnaître et suivre leur évolution pendant tout le développement. C'est ainsi, par exemple, que, dans certains bourgeons d'*Elodea canadensis*, on observe, dans les cellules du méristème de la tige et dans les plus jeunes ébauches foliaires (fig. 49), un chondriome offrant un aspect tout à fait semblable à celui des cellules animales, mais constitué, en réalité, par deux catégories distinctes d'éléments : des mitochondries assez grosses et de minces chondriocontes onduleux et très allongés (fig. 49, *6*). En suivant les ébauches foliaires de plus en plus développées, on constate que, seuls, les chondriocontes se transforment en gros chloroplastes, de 2 à 6 μ de diamètre, par le processus que nous venons de décrire, tandis que les mitochondries ne prennent aucune part à cette formation (fig. 49, *7* à *11*). Ces dernières ont simplement une tendance à s'allonger en bâtonnets pendant la différenciation des chloroplastes ; puis, lorsque ces derniers sont achevés, c'est-à-dire dans les cellules adultes, elles prennent généralement l'aspect de chondriocontes. A l'aisselle de chacune des ébauches foliaires, se trouve une petite écaille constituée par un massif de cellules dans lesquelles, il n'y a pas production de chlorophylle, ni d'amidon ; dans les cellules de cette écaille axillaire,le chondriome conserve les caractères qu'il offre dans le méristème. Les processus de formation des chloroplastes s'effectuent de la même manière dans la tige.

Ainsi, dans le bourgeon d'*Elodea canadensis*, les leucoplastes sont exclusivement représentés, dans les cellules du méristème, par des chondriocontes, tandis que les chondriosomes ordinaires sont tous à l'état de grains. On peut donc suivre séparément, pendant tout le développement, l'évolution des deux catégories d'éléments, qui affectent les mêmes formes,granu-

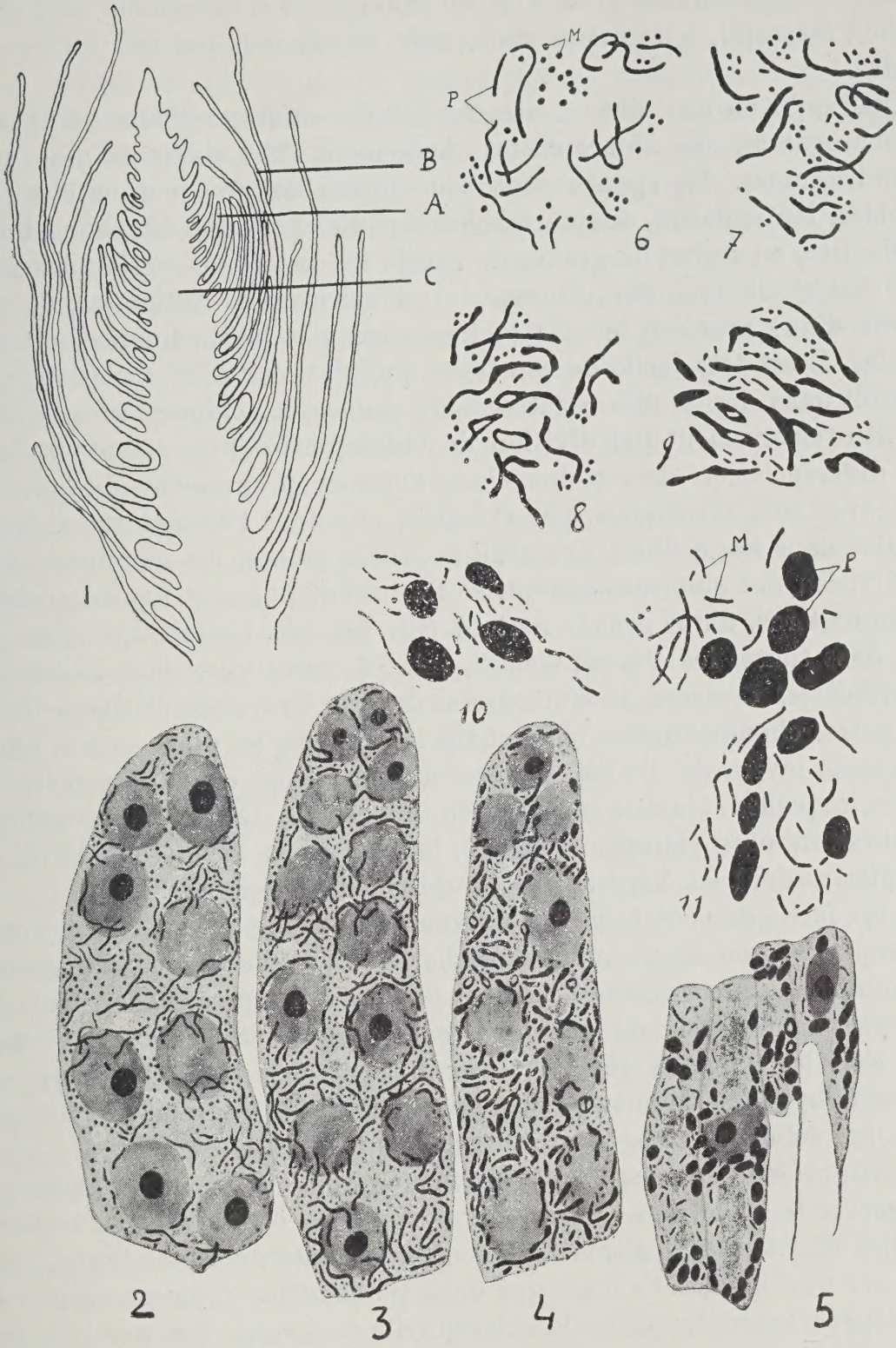


FIG. 49. — Formation des chloroplastes dans le bourgeon d'*Elodea canadensis*. — 1, Bourgeon examiné *in vivo* à un faible grossissement ; C, région de la tige dans laquelle la chlorophylle commence à apparaître ; A, ébauche foliaire au stade où celle-ci commence à verdir ; B, feuilles dans lesquelles les chloroplastes sont définitivement formés. — 2 à 4, stades successifs de la formation des chloroplastes aux dépens de leucoplastes (chondriocontes) ; les chondriosomes ordinaires sont à l'état de mitochondries. — 5, cellules d'une feuille adulte avec chloroplastes et chondriosomes (la plupart transformés en chondriocontes). — 6 à 11, aspects du chondriome aux diverses phases du développement des cellules des feuilles ; 6, ébauche foliaire très jeune (P : leucoplaste ; M : mitochondries) ; 7, 8, 9, ébauches foliaires plus âgées ; 10, 11, feuilles adultes (Méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1922).

leuses ou filamenteuses,quand on les examine dans l'ensemble de leur évolution, mais qui, à un même stade, sont représentés par des formes différentes.

Quoi qu'il en soit, dans toutes les cellules chlorophylliennes adultes des Phanérogames, les chloroplastes deviennent trés distincts des autres chondriosomes. Ils apparaissent sous forme de gros corpuscules ronds, ovoïdes, lenticulaires, toujours beaucoup plus gros que les chondriosomes ordinaires, en forme de grains, de courts bâtonnets ou de chondriocontes, qui coexistent avec eux. Comme les chondriosomes ordinaires, ils se colorent d'une manière intense et homogène par les techniques mitochondriales. Il est très facile de constater que, dès leur différenciation, qui se produit dans les stades relativement jeunes, les chloroplastes se multiplient exclusivement par division de chloroplastes préexistants et jamais par différenciation de certains chondriosomes proprement dits qui existent avec eux. C'est ainsi, par exemple, que dans l'*Elodea canadensis*, on trouve, dans les cellules des feuilles encore jeunes, de nombreux stades de division des chloroplastes qui se traduisent par des figures en biscuit ou en haltères, d'une grande netteté (Cf. fig. 51). Ce fait, que l'on constate dans toutes les Phanérogames, joint à celui que, dans l'*Elodea*, les chloroplastes dérivent de leucoplastes dont la forme est distincte de celle des autres chondriosomes, même dans les cellules les plus jeunes, est une preuve en faveur de l'indépendance de ces deux catégories d'éléments entre lesquelles n'existe aucun lien génétique. Cette indépendance se manifestera plus clairement encore, lorsque nous étudierons l'évolution des plastes dans les Végétaux chlorophylliens inférieurs.

Il est facile de contrôler sur le vivant les phénomènes de formation des chloroplastes que nous venons d'étudier. Il suffit d'observer, par exemple, le bourgeon d'*Elodea canadensis* dans un peu d'eau, en l'écrasant légèrement sous la lamelle de manière à écarter les feuilles les plus développées sans léser les cellules embryonnaires. On peut ainsi se rendre compte que la chlorophylle fait défaut dans le méristème de la tige et dans les plus jeunes ébauches foliaires. Dans les cellules de ces régions, le cytoplasme, très réfringent, présente un aspect confusément granuleux, mais ne permet pas d'observer le chondriome : en dehors du noyau, on ne voit qu'un certain nombre de granulations très réfringentes, produits du métabolisme, constitués par des lipoïdes. Ce n'est que dans les ébauches foliaires un peu plus développées, dans lesquelles la chlorophylle commence à apparaître, qu'on observe des chondriocontes : ces derniers sont visibles parce qu'ils sont déjà imprégnés de chlorophylle. La chlorophylle apparaît donc dans les chondriocontes avant leur transformation en véritables chloroplastes. On peut suivre dans ces cellules tous les stades de la transformation des chondriocontes en gros chloroplastes, stades que nous avons déjà décrits d'après des préparations traitées par les techniques mitochondriales.

Dans les cellules adultes des feuilles d'*Elodea* on peut, par contre, observer tous les détails de la structure du cytoplasme. La feuille étant mince, constituée de deux assises de cellules, celles-ci sont visibles par trans-

parence. On y voit, avec une grande netteté, à la fois de gros chloroplastes ronds, lenticulaires ou en forme de bâtonnets, d'aspect homogène, et, à côté d'eux, de petits chondriosomes ordinaires, sous forme de grains, de bâtonnets et surtout de filaments plus ou moins allongés, parfois ramifiés. Souvent, les chloroplastes et les autres chondriosomes sont entraînés plus ou moins rapidement par les courants cytoplasmiques.

Une fois définitivement formés, les chloroplastes, chez toutes les Phanérogames se présentent, sur le vivant, sous forme de corps verts d'un aspect plus ou moins homogène, dans lesquels la chlorophylle paraît être diffuse dans le substratum lipoprotéique. Ils sont généralement volumineux, mais il semble que leurs dimensions soient déterminées et contrôlées par celle de la cellule qui les renferme. Lorsque le volume des cellules s'accroît, comme c'est le cas chez les mutants polyploïdes (cf. chapitre XV), les chloroplastes deviennent corrélativement plus gros.

Certains chloroplastes présentent des formes particulières. C'est ainsi que Chodat a décrit, dans le pseudobulbe de *Calanthe Sieboldi*, des chloroplastes d'abord ronds, capables de se transformer en haltères, par allongement et étirement de leur région médiane. Les deux renflements de ces plastes restent remplis de chlorophylle, tandis que la partie effilée qui les relie devient incolore : c'est dans cette partie incolore que se forme l'amidon. Il y a donc, dans ces plastes, une spécialisation des fonctions. Guilliermond a signalé, d'autre part, dans le mésophylle des feuilles et des bractées d'*Iris*, de gros chloroplastes définitivement constitués qui offraient, à l'une de leur extrémité ou aux deux, une sorte d'appendice, effilé et incolore, présentant le même calibre et la même réfringence que les chondriocontes ordinaires (fig. 50). Ces appendices incolores, extrêmement délicats, montraient une tendance à s'altérer pendant l'observation et à se transformer en vésicules (fig. 50, *3*). Cet aspect, qui laisserait penser, dans une observation superficielle, à des intermédiaires entre les chondriocontes et les chloroplastes, semble se rapprocher de celui décrit par Chodat et paraît s'expliquer par le fait que le plaste, après avoir formé de la chlorophylle, peut s'accroître en produisant un appendice filamenteux sans pigment. Plus récemment, Emberger a observé, dans les écailles du bulbe de *Lilium candidum*, des chloroplastes entourés d'une écorce mitochondriale incolore qui semblait indiquer que la chlorophylle s'était déposée dans le plaste comme le fait un grain d'amidon.

Les chloroplastes, une fois constitués, sont capables d'élaborer des grains d'amidon. Ceux-ci naissent par le même processus que nous avons décrit pour les leucoplastes. On peut suivre leur formation, soit sur le vivant, soit après traitement par les méthodes mitochondriales. Dans une préparation fixée et colorée on voit apparaître, dans le chloroplaste fortement coloré par les techniques mitochondriales, une petite cavité incolore, qui représente un grain d'amidon, et dans laquelle on peut obtenir la réaction caractéristique de ce corps par le réactif iodo-ioduré : le chloroplaste offre alors l'aspect d'une vésicule. D'autres grains peuvent apparaître à côté et le chloroplaste prend la structure d'une éponge : il renferme plusieurs

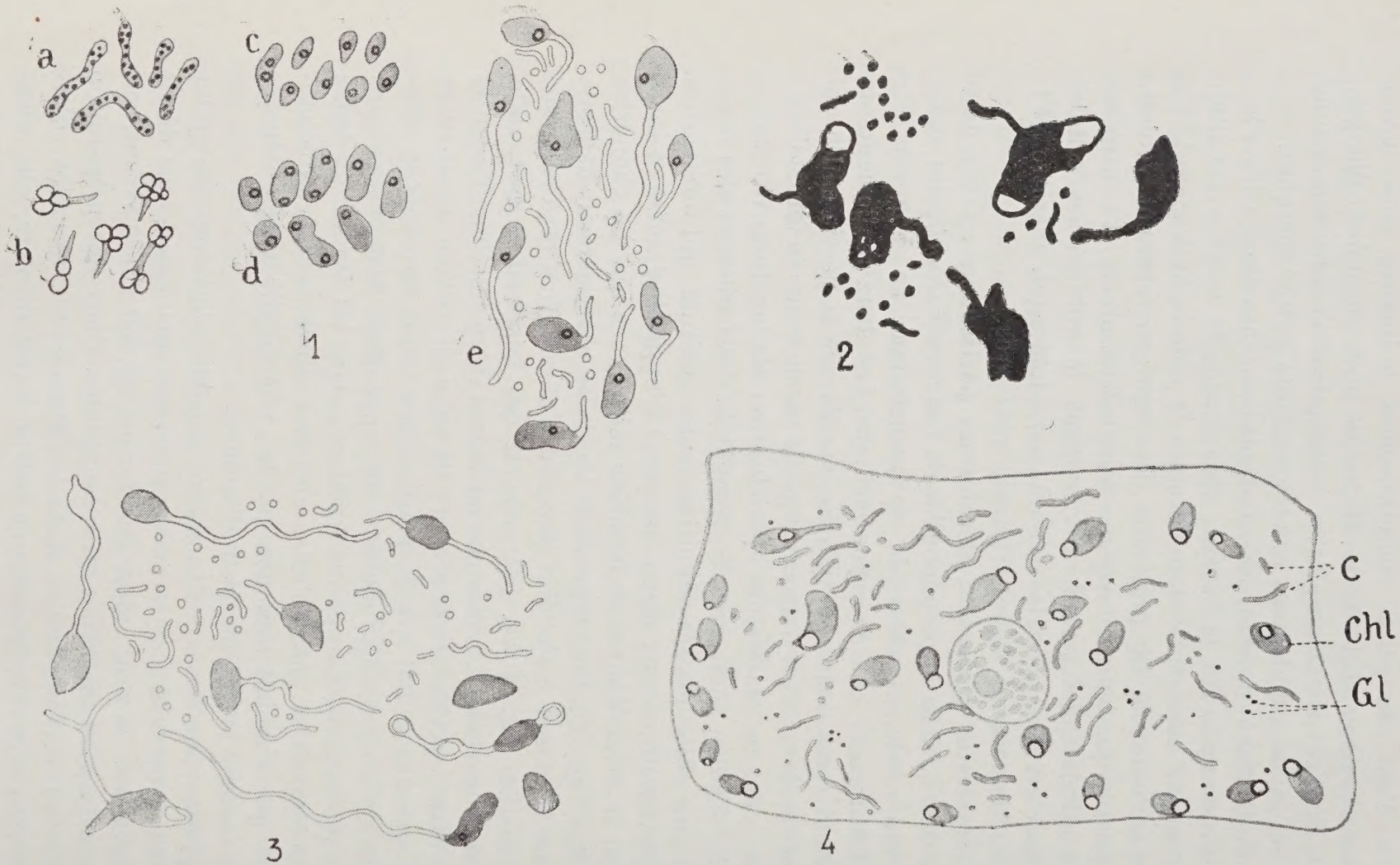


FIG. 50. — Chloroplastes d'*Iris germanica*. — 1, Stades successifs de la formation des chloroplastes dans les cellules du mésophylle des feuilles ; *a*, leucoplastes remplis de granulations lipoïdiques ; *b*, les granulations lipoïdiques se sont résorbées et des grains d'amidon composés apparaissent ; *c*, *d*, les leucoplastes se transforment en chloroplastes renfermant quelques granulations lipoïdiques ; *e*, les chloroplastes forment des prolongements incolores ayant l'aspect de minces filaments ; aux chloroplastes sont mêlés des chondriosomes ordinaires en forme de grains ou de chondriocontes (*in vivo*). — 2, *Id.*, après fixation par la méthode de Regaud. — 3, chloroplastes et chondriosomes du parenchyme d'une bractée ; les parties filamenteuses de certains chloroplastes sont « vésiculisées » (*in vivo*). — 4. Cellule du parenchyme d'une feuille avec chloroplastes dont certains sont pourvus d'un appendice filamenteux. C : chondriosomes ordinaires ; — Chl. : chloroplastes ; — Gl. : grains lipoïdiques (d'après GUILLIERMOND, 1919).

grains d'amidon entourés chacun d'une mince paroi mitochondriale ; c'est un grain d'amidon composé. Cet amidon peut, comme dans les leucoplastes, apparaître, soit au milieu du chloroplaste et rester entouré de toutes parts par une écorce mitochondriale, soit dans une région voisine de la périphérie et, en s'accroissant, faire saillie au dehors du plaste qui devient alors une calotte recouvrant le grain en un point et se prolongeant, tout autour, sous forme d'une mince écorce. Au fur et à mesure que le grain d'amidon s'accroît, la substance du chloroplaste se réduit de plus en plus, ne formant plus qu'une mince écorce ; puis, lorsque le grain se résorbe, le chloroplaste se régénère et reprend, peu à peu, l'aspect d'un gros corpuscule plein, qui pourra élaborer à son tour de nouveaux grains d'amidon.

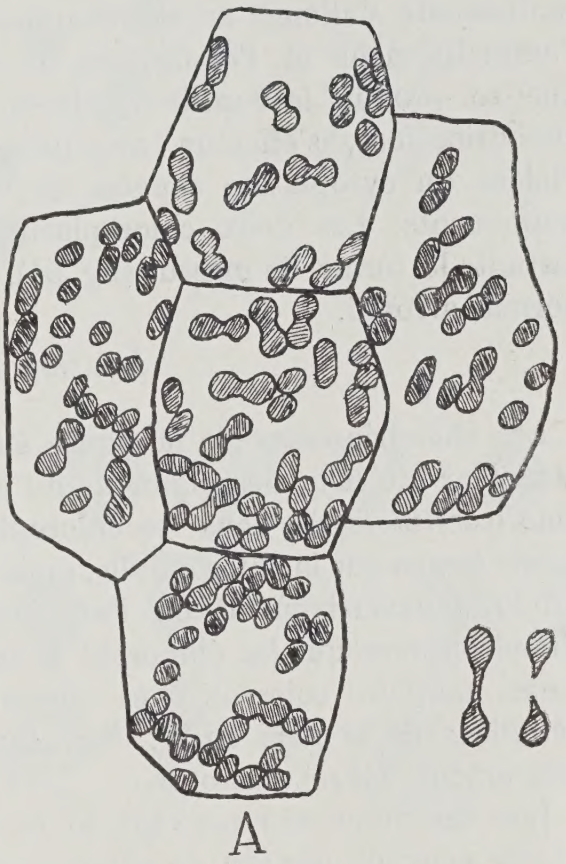


Fig. 51. — Cellule d'une feuille d'*Elodea canadensis* avec ses chloroplastes dont un grand nombre sont en voie de division (*in vivo*) ; à droite, deux stades de division d'un chloroplaste observés sur le vivant (d'après Guilliermond, 1926).

Les chloroplastes sont tous doués du pouvoir de se diviser. Cette division a été observée par de nombreux auteurs (Nægeli, Hofmeister, Milde, Wiegand, Sachs, Kny, Sanio, Mikosch, A. Meyer). Il résulte des observations de ces auteurs que cette division peut s'effectuer selon deux processus différents : 1°, par allongement du chloroplaste suivi d'une scission transversale au milieu ; 2°, par allongement suivi d'étranglement et de rupture de l'étranglement. Toutefois, tous les auteurs qui ont étudié ce phénomène se sont bornés à décrire les stades de cette division sans suivre sous le microscope leur succession. Ils ont essayé, par des moyens indirects, de prouver que les figures qu'ils décrivaient ne provenaient pas de la soudure ou de l'accollement des deux chloroplastes, mais bien de sa division. C'est ainsi, par exemple, que Nægeli s'appuie pour cela sur le fait que le nombre des chloroplastes d'une cellule augmente à mesure que celle-ci s'accroît, que pendant la croissance de la cellule, on trouve de nombreuses figures de partage des chloroplastes et qu'on ne voit jamais de petits chloroplastes pouvant provenir d'une différenciation du cytoplasme.

La division des chloroplastes a pu être suivie récemment dans les feuilles d'*Elodea canadensis*. Les stades de cette division sont représentés par des chloroplastes plus gros que les autres, allongés en bâtonnets, puis

par des bâtonnets possédant une constriction médiane qui s'accentue peu à peu et, enfin, par des chloroplastes en forme d'haltères (fig. 51) ; cette division peut s'opérer dans des chloroplastes en voie d'élaborer de l'amidon. Il n'est pas possible de suivre sous le microscope toutes les phases de cette division, parce qu'elle s'effectue d'une manière très lente et que les déplacements des chloroplastes, ne permettent pas de suivre très longtemps le même chloroplaste en voie de division. Cependant GUILLIERMOND a pu, plusieurs fois, assister à la fin du phénomène. En suivant un chloroplaste en forme d'haltère, cet auteur a constaté qu'il persiste longtemps, sans modifier sa forme, quoique l'isthme qui réunit les deux renflements s'allonge en s'amincissant peu à peu. Ce n'est que lorsque l'amincissement et l'élongation de l'isthme sont arrivés au maximum que se produit la rupture ; celle-ci, de même que pour le partage des chondriosomes, s'effectue brusquement, sous l'influence d'un courant violent du cytoplasme capable de vaincre l'adhérence qui relie les deux renflements. Les deux chloroplastes ainsi séparés conservent quelques instants la forme de massue (fig. 51), puis, bientôt, reprennent leur aspect normal arrondi.

Les chromoplastes.

Les chondriosomes de la lignée élaboratrice sont capables de former dans leur intérieur des pigments du groupe des xantophylles et du carotène (*carotinoïdes*) ; dans les chloroplastes, ces pigments sont élaborés en même temps que la chlorophylle, mais masqués par celle-ci ; lorsqu'ils sont produits exclusivement en l'absence de chlorophylle, on réserve aux chondriosomes qui les élaborent le nom de chromoplastes (χρωμος = pigment, matière colorée). Les chromoplastes ont fait l'objet d'études détaillées de la part de W. SCHIMPER, A. MEYER, COURCHET et, plus récemment, GUILLIERMOND.

Les chromoplastes peuvent se former de deux manières différentes : 1°, ils peuvent dériver de chloroplastes dans lesquels la chlorophylle se résorbe et se trouve remplacée par des pigments xantophylliens ou carotiniens ; 2°, ils peuvent se former directement aux dépens des leucoplastes. Le premier cas se trouve réalisé dans les cellules du mésophylle de certaines fleurs et du mésocarpe de certains fruits. Le second se produit dans l'épiderme des fleurs et dans l'épicarpe des fruits.

Dans le premier cas, le chloroplaste, sous forme d'un gros corps vert, perd peu à peu sa chlorophylle, qui se trouve remplacée par un pigment xanthophyllien jaune ou par un pigment carotinien rouge. Le premier est le plus souvent diffus, ou à l'état de fines granulations amorphes ; le second peut être sous forme de granulations nettement individualisées (fig. 52, A) ou de cristaux. Dans ce dernier cas, il se présente sous l'aspect d'un cristal plus ou moins losangique dans l'intérieur du chromoplaste qui reste arrondi, (mésophylle de la fleur de Glaïeul ; fig. 52, B), ou bien il peut prendre la forme d'une aiguille qui traverse le chromoplaste rond et se prolonge au dehors de lui. Enfin, dans certains cas (mésocarpe du fruit de *Rosa*

canina, par exemple), les cristaux de carotène, en se développant, au nombre de plusieurs, dans l'intérieur du chloroplaste, déterminent une modification profonde de celui-ci qui épouse la forme des cristaux et qui, de rond qu'il était au début, s'allonge et prend des aspects de fuseau ou de losange (fig. 53).

La transformation directe des leucoplastes en chromoplastes a été surtout étudiée par GUILLIERMOND, qui a trouvé dans les fleurs et les fruits de Monocotylédones un matériel particulièrement favorable permettant d'observer vitalement ce phénomène. L'un des exemples le plus favorable à cette étude est l'épiderme des fleurs de Tulipe. Si l'on observe l'épiderme d'une fleur encore fermée et très jeune, on y trouve un chondriome presque exclusivement constitué par des mitochondries granuleuses, ou en courts bâtonnets, parmi lesquelles il est impossible (fig. 54, A et 55, *1*) de distinguer les chondriosomes ordinaires des leucoplastes ; mais, bientôt, on constate qu'un certain nombre de ces éléments s'allongent (fig. 54, B), puis se transforment en chondriocontes qui élaborent de petits grains d'amidon. A un stade ultérieur, ces grains d'amidon se résorbent et les chondriocontes qui les renfermaient continuent à s'allonger ; les autres éléments du chondriome conservent toujours leurs formes de grains ou de très courts bâtonnets (fig. 55, 2). Dans les cellules adultes de la fleur ouverte, le chondriome apparaît, avec une merveilleuse netteté, constitué

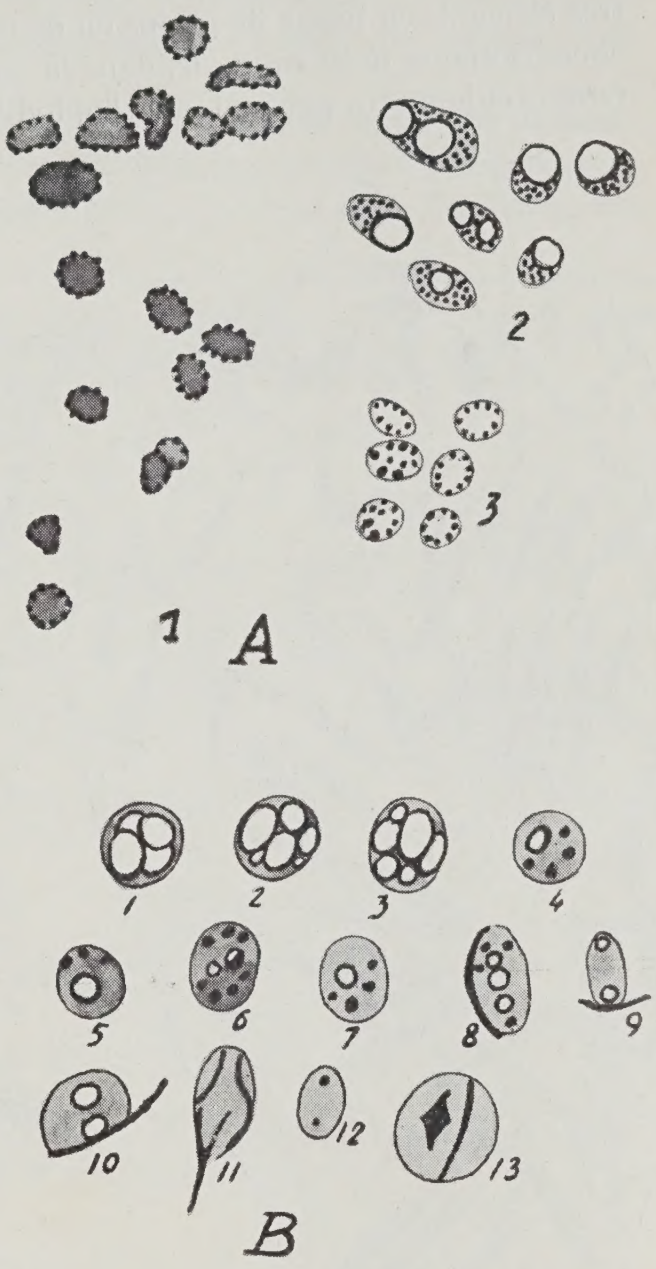


FIG. 52. — Formation des chromoplastes par métamorphose des chloroplastes. — A. Mésophylle des pétales de *Lilium Pomponium* ; 1, apparition de grains de carotène à la périphérie des chloroplastes ; 2, la chlorophylle s'est résorbée et le plaste forme des grains d'amidon ; 3, chromoplaste définitivement formé ; l'amidon s'est résorbé. — B. Mésophylle d'un pétale d'une variété de Glaïeul ; 1 à 3, chloroplastes avec gros grains d'amidon ; 4 à 7, la chlorophylle fait place à de la xanthophylle et l'amidon se résorbe ; en même temps, des grains de carotène apparaissent dans le plaste ; 8 à 13, l'amidon se résorbe peu à peu et le carotène cristallise dans le chromoplaste (d'après GUILLIERMOND, 1919).

par de très nombreux chondriosomes, parfois ramifiés, très allongés et onduleux, qui représentent des leucoplastes devenus inactifs, et par d'autres éléments en forme de grains ou de courts bâtonnets correspondant aux chondriosomes ordinaires. Or, dans la région de l'onglet où l'épiderme renferme toujours un pigment xanthophyllien jaune, on constate que celui-ci

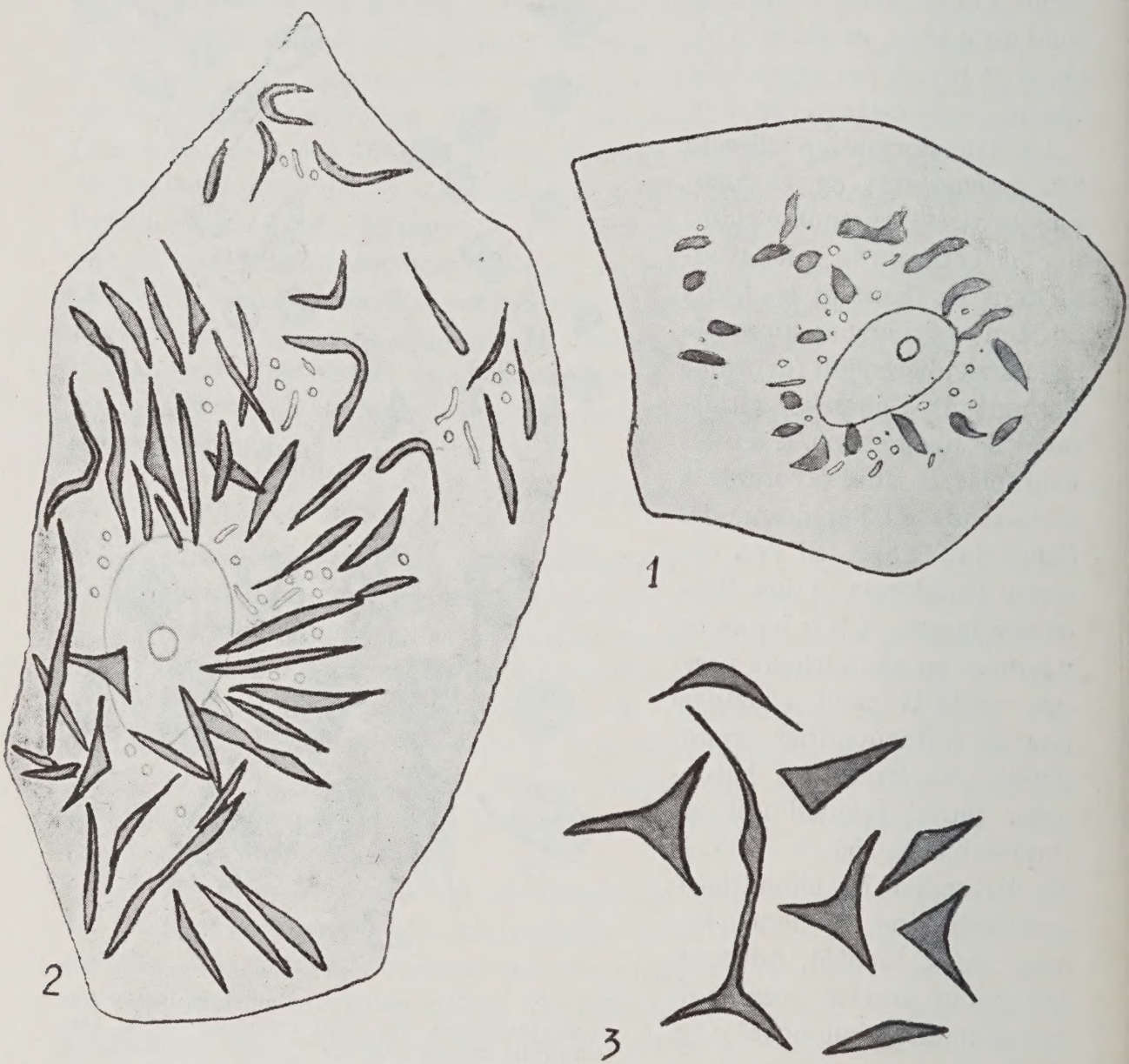


FIG. 53. — Formation des chromoplastes dans le mésocarpe du fruit de *Rosa canina*. — 1, Cellule jeune avec chloroplastes se transformant en chromoplastes. — 2, Cellule adulte avec chromoplastes et chondriosomes ordinaires. — 3, Aspects divers de chromoplastes (d'après GUILLIERMOND, 1919).

se trouve toujours localisé dans les chondriocontes, qui représentent alors des chromoplastes, tandis que les mitochondries restent incolores (fig. 55, *3*). Dans les variétés de Tulipes jaunes, on retrouve les mêmes phénomènes, mais avec cette différence qu'après la résorption de leur amidon, les chondriocontes s'imprègnent de pigments jaunes dans toutes les cellules.

Dans beaucoup d'autres épidermes, les chromoplastes sont aussi des chondriocontes remplis de pigments xanthophylliens ou carotiniens ; c'est

ainsi que, dans les fleurs de *Clivia* et de certaines variétés de Glaïeuls, les chromoplastes, d'abord à l'état de longs chondriocontes, forment, dans leur intérieur, une petite aiguille cristalline de carotène qui modifie légèrement leur forme.

Dans les épidermes de certains fruits et de certaines fleurs, les chromoplastes résultent de la différenciation plus ou moins accusée des leucoplastes en forme de chondriocontes typiques. C'est ainsi que dans l'épicarpe des

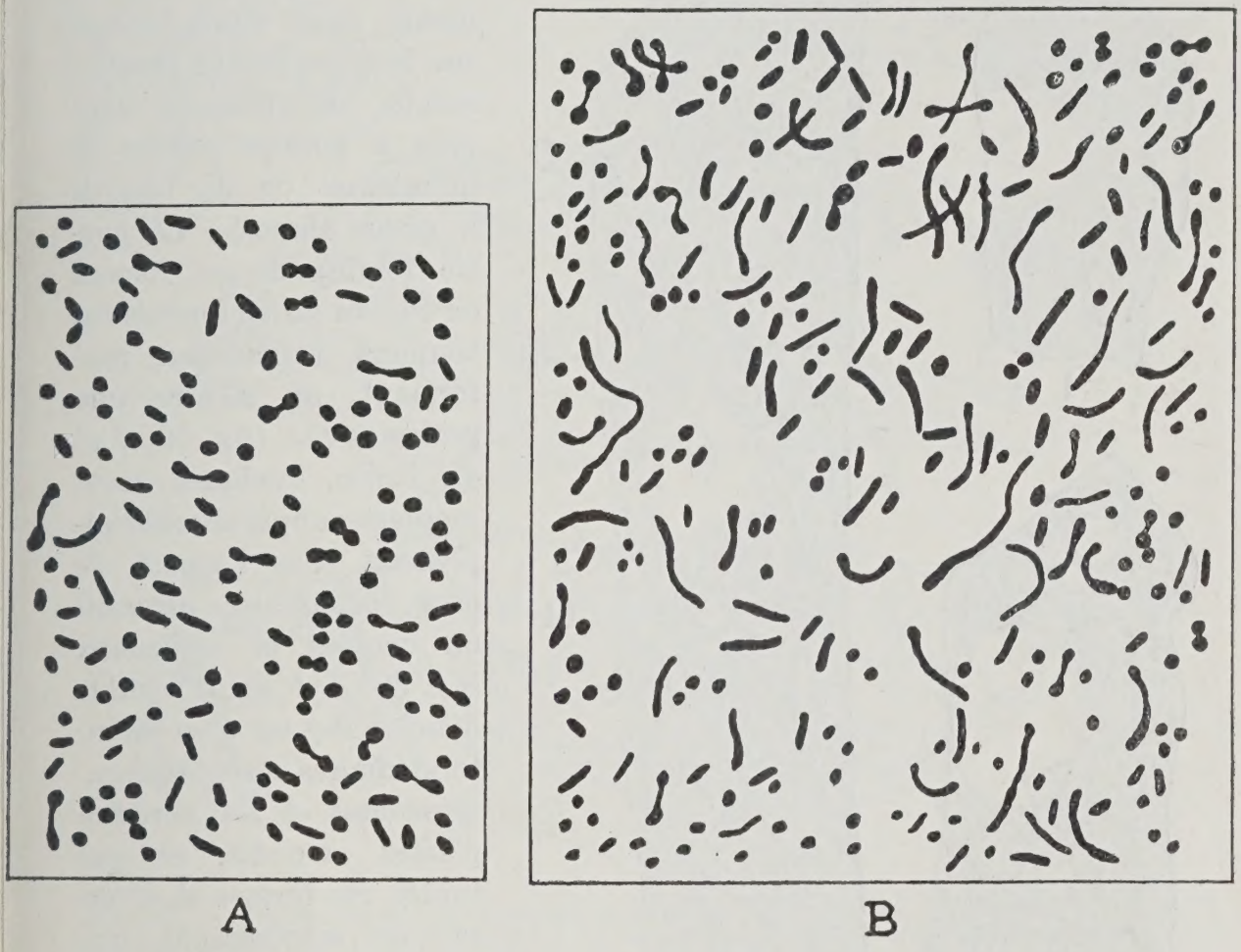


FIG. 54. — A. Plastes et autres chondriosomes dans les cellules épidermiques des pétales très jeunes de Tulipe ; il est impossible de les distinguer les uns des autres. — B. Plastes et autres chondriosomes dans des pétales de Tulipe plus évolués ; les plastes deviennent chondriocontes ; les chondriosomes ordinaires conservent leurs formes (méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

fruits d'*Asparagus officinalis*, par exemple, les chondriocontes, représentant les leucoplastes, forment d'abord de petits grains d'amidon ; puis, après la résorption de ceux-ci, produisent sur leur trajet de petits renflements destinés à devenir autant de chromoplastes. Chacun de ces renflements prend l'aspect d'une vésicule, contenant à son intérieur un liquide aqueux et dont la paroi se remplit de petits grains de carotène nettement individualisés. Plus tard, ces renflements finissent par s'isoler par rupture des parties effilées ; ils constituent alors autant de chromoplastes arrondis, de moyenne grandeur. Dans l'épiderme de la fleur d'*Iris germanica*, les chromoplastes dérivent également de chondriocontes (fig. 56) : ceux-ci, après

avoir élaboré de l'amidon, s'imprègnent de xanthophylle (fig. 56, *2*). Au cours de la croissance des cellules, l'amidon disparaît et les chromoplastes, d'abord en forme de chondriocontes, s'épaississent, puis prennent des formes très variées. Dans les cellules adultes, ils offrent l'aspect de filaments assez épais, munis sur leur trajet de renflements, de fuseaux très gros à pointes effilées et onduleuses ou de têtards à queue allongée. La partie renflée de ces formes en fuseau ou en têtards est toujours vésiculeuse, renfermant au centre une grosse cavité (fig. 56, *3* et *4*). Enfin, quelques chromoplastes apparaissent simplement sous l'aspect de gros corpuscules arrondis ou ovoïdes et vésiculeux (fig. 56, *3* et *4*). Il semble donc qu'il y ait tous les intermédiaires entre les chondriocontes et les chromoplastes arrondis, et que toutes ces formes si diverses ne représentent que des chromoplastes imparfaitement développés. Dans d'autres espèces d'*Iris*, les chromoplastes, également dérivés de chondriocontes, offrent tous l'aspect de volumineux corpuscules arrondis ou ovoïdes, tout à fait semblables, par leurs formes et leurs dimensions, à des chloroplastes.

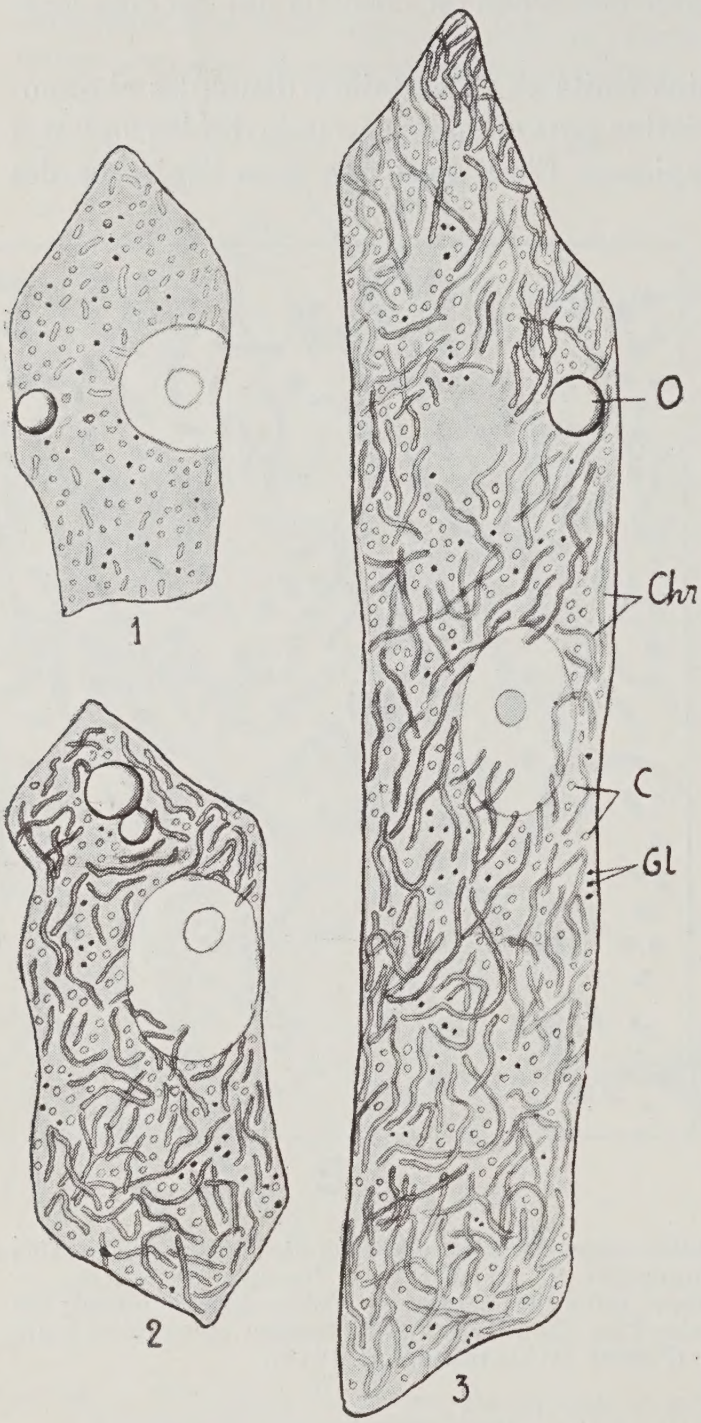


FIG. 55. — Cellules épidermiques des pétales d'une Tulipe blanche. — 1, dans une fleur encore fermée (chondriosomes ordinaires et plastes se confondent) ; 2, à un stade plus évolué et dans la région de l'onglet (les chondriocontes, figurés en gris, s'imprègnent de xanthophylle) ; 3, dans la fleur adulte (région jaune de l'onglet) : Chr. : Chromoplastes à xanthophylle ; C. : chondriosomes ordinaires ; Gl. : granules lipoïdiques ; O : oléoplaste ; cf. fig. 287 (d'après GUILLIERMOND, 1919).

Dans d'autres formes, telles que certaines variétés de Glaïeuls, les chromoplastes, dérivés également de chondriocontes, apparaissent tous sous forme de gros fuseaux ; ceux-ci renferment de nom-

breuses aiguilles cristallines de carotène disposées sur leur périphérie et qui donnent aux chromoplastes leurs formes de fuseaux. Nous repren-

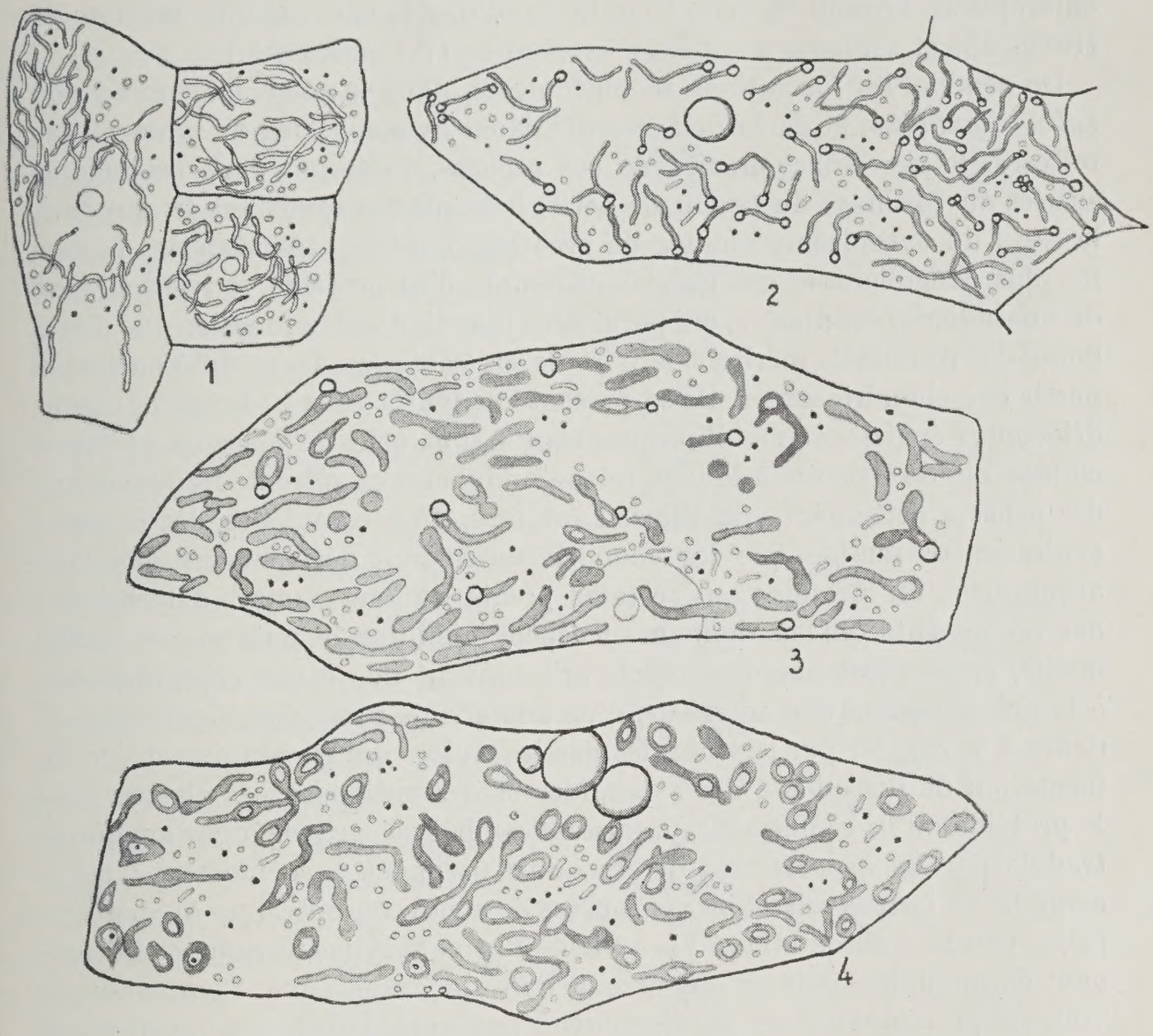


FIG. 56. — Formation des chromoplastes dans les pétales d'*Iris germanica*. — 1, stade très jeune ; les plastes affectent la forme de chondriocontes incolores. — 2, Les plastes, ayant formé de petits grains d'amidon, s'imprègnent de xanthophylle. — 3, Les chromoplastes grossissent, tandis que l'amidon se résorbe. — 4, Cellule adulte avec chromoplastes de formes très diverses et dont la plupart sont pourvus de renflements vésiculeux (*in vivo*, d'après GUILLIERMOND, 1919).

drons plus en détail l'étude de ces chromoplastes à propos des produits du métabolisme.

Les protéoplastes.

Certains plastes sont capables de produire dans leur intérieur un protéide. Ce protéide est souvent à l'état de cristalloïde (cf. p. 319, note 1) ; nous en avons déjà vu un exemple dans les leucoplastes de certaines cellules de la racine de *Phajus grandifolius* qui semblent devoir leur forme cristalline à la présence, à leur intérieur d'un cristalloïde protéique ; ces leucoplastes élaborent, en même temps, de l'amidon. Des cristalloïdes protéiques peuvent se former également dans les chloroplastes et dans les

chromoplastes. C'est ainsi, par exemple, que les chloroplastes de *Cerinthe minor* renferment un cristalloïde de protéide ; celui-ci apparaît, dans le chloroplaste arrondi et vert, sous forme d'une longue aiguille incolore le traversant et saillante à ses deux extrémités (W. Schimper.)

De semblables formations se rencontrent dans le sac embryonnaire de *Lilium candidum* et de *Lilium croceum*. Nous avons vu que, au moment des mitoses, le sac embryonnaire de ces espèces, renferme, dans les régions situées au voisinage du noyau, de petits leucoplastes ronds, tandis que tout le reste du cytoplasme montre de gros leucoplastes présentant les formes les plus irrégulières et qui paraissent remplis d'un protéide, souvent à l'état de cristalloïde ; ces plastes, qui paraissent n'avoir d'autre fonction que d'élaborer des protéides, méritent le nom de *protéoplastes*. Ils se différencient à partir des chondriocontes. Ils se présentent, tantôt sous la forme de chondriocontes épaissis et moniliformes, tantôt sous celle de fuseaux à pointes effilées ou de têtards à longue queue onduleuse et offrent fréquemment des aspects nettement cristallins. Leur formation commence, dès le stade synizesis. Il semble que les chondriocontes dont dérivent ces éléments accumulent un protéide en certains points de leur trajet, déterminant des renflements qui leur donnent un aspect moniliforme, puis que ces renflements, après s'être accrus et avoir pris souvent une forme cristalline, due à la présence, dans leur intérieur, d'un cristalloïde protéique, aient une tendance à se séparer par rupture des parties effilées qui les réunissent. Dès la formation de l'oosphère, des synergides et des antipodes, ces plastes, avec le protéide qu'ils renferment, paraissent subir une sorte de digestion qui se traduit par les aspects très divers qu'ils prennent à ce moment : corps arrondis ou formes cristallines entourées de zones concentriques qui perdent peu à peu leur chromaticité vis-à-vis de l'hématoxyline ferrique et deviennent éosinophiles, puis se dissolvent dans le cytoplasme. Comme on le voit, ces protéoplastes ne se régénèrent pas après leur fonctionnement et disparaissent avec le produit qu'ils ont formé.

Production de granulations lipoïdiques dans les plastes.

On constate la production fréquente, dans les plastes, de petites granulations très réfringentes et osmioréductrices ; ces granulations se colorent par le Soudan et le scarlach et présentent les caractères des lipoïdes. Elles sont parfois très nombreuses et peuvent apparaître dans toutes les formes de plastes et à tous les stades de leur évolution. Ces formations sont surtout répandues chez les Monocotylédones. C'est ainsi que, dans l'*Iris germanica*, on les rencontre en grande abondance dans les leucoplastes en forme de chondriocontes des tissus très jeunes (fig. 50, *1 a*). En général, elles disparaissent ou deviennent moins nombreuses au moment de la formation de l'amidon, de la chlorophylle et des pigments xanthophylliens. Lors de la dégénérescence des fleurs, ces granulations reparaissent en grande quantité dans les diverses formes de plastes de la fleur (leucoplastes, chromoplastes, chloroplastes). Dans certaines espèces d'*Iris*, elles se ren-

contrent en grand nombre, dans les diverses formes de plastes des fleurs et des feuilles, à tous les stades de leur développement. On a souvent décrit sous le nom d'oléoplastes les plastes renfermant ces granulations en les considérant comme doués de la propriété d'élaborer des graisses. En réalité, la signification de ces granulations lipoïdiques, que nous discuterons plus loin, est très obscure. Il semble plus vraisemblable d'admettre que, dans la plupart des cas tout au moins, ces granulations résultent d'une séparation des lipoïdes du complexe lipoprotéique qui constitue les plastes. Cette séparation, qu'on a désignée sous le nom de *lipophanérose*, s'effectuerait dans certaines conditions encore inconnues ; cela expliquerait la présence à l'état transitoire de ces formations dans les jeunes plastes et leur réapparition définitive lors de la dégénérescence.

Quoi qu'il en soit, l'exposé que nous venons de faire met en évidence les fonctions multiples des plastes qui, selon le type de cellules où ils se trouvent, sont capables de former des grains d'amidon, de la chlorophylle, des pigments xanthophylliens et carotiniens, des protéides et qui peuvent, d'ailleurs, suivant les conditions physiologiques, passer, dans une même cellule, de l'une à l'autre de ces fonctions.

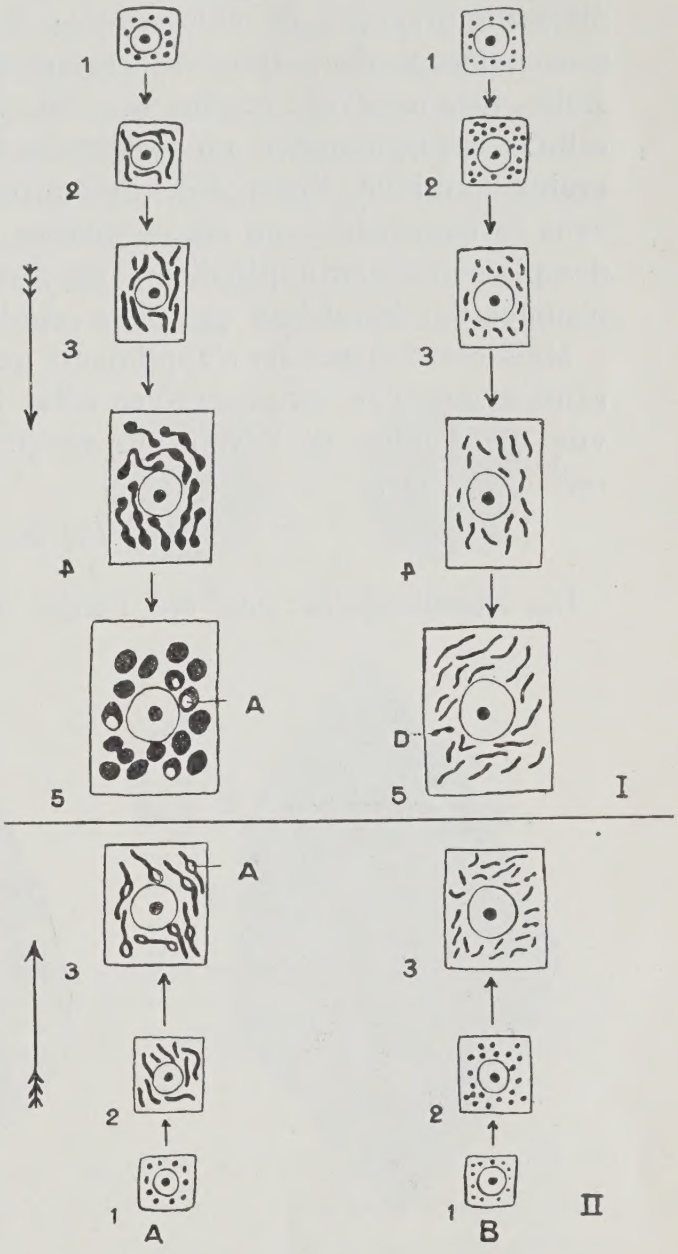


Fig. 57. — Schéma résumant l'évolution des plastes et des chondriosomes dans une Phanérogame. — En II, *au-dessous* du trait horizontal, évolution des plastes (série A) et des autres chondriosomes (série B) *dans la racine*, depuis les cellules méristématiques (1) jusqu'aux cellules les plus différenciées (3), contenant de l'amidon (A). — En I, *au-dessus* du trait horizontal, évolution des plastes (série A) et des autres chondriosomes (série B) *dans la tige*, depuis les cellules méristématiques (1, 2), jusqu'aux cellules les plus différenciées (4, 5), contenant des chloroplastes formateurs d'amidon (A). (D'après Guillermond, 1924).

Aperçu sur l'évolution des plastes dans les groupes inférieurs des Végétaux chlorophylliens

Du long exposé que nous venons de faire de l'évolution des plastes dans les Phanérogames, on peut donc dégager les notions essentielles qui suivent : les plastes existent, dans l'œuf et les cellules embryonnaires, à

l'état de petits leucoplastes présentant exactement les mêmes formes et les mêmes caractères histochimiques que les autres chondriosomes. Dans les tissus, en voie de différenciation, de la tige et des feuilles, ces organites s'imprègnent de chlorophylle et prennent rapidement l'aspect de gros chloroplastes. Dans les tissus différenciés de la racine, au contraire, ils conservent le plus souvent les mêmes caractères que dans les cellules embryonnaires, ou grossissent très légèrement, et produisent des grains d'amidon. Enfin, dans divers tissus de la fleur ou du fruit, ils peuvent se transformer en chromoplastes, c'est-à-dire en plastes accumulant des pigments xanthophylliens ou carotiniens. Cette évolution peut être résumée par le schéma que nous représentons ici (fig. 57).

Mais ces données ne s'appliquent qu'aux Phanérogames et il est nécessaire, avant d'en terminer avec cette importante question, de donner une vue d'ensemble de l'évolution des plastes dans les autres groupes de la série végétale.

a) *Ptéridophytes.*

Les Ptéridophytes ont été l'objet des belles recherches d'Emberger.

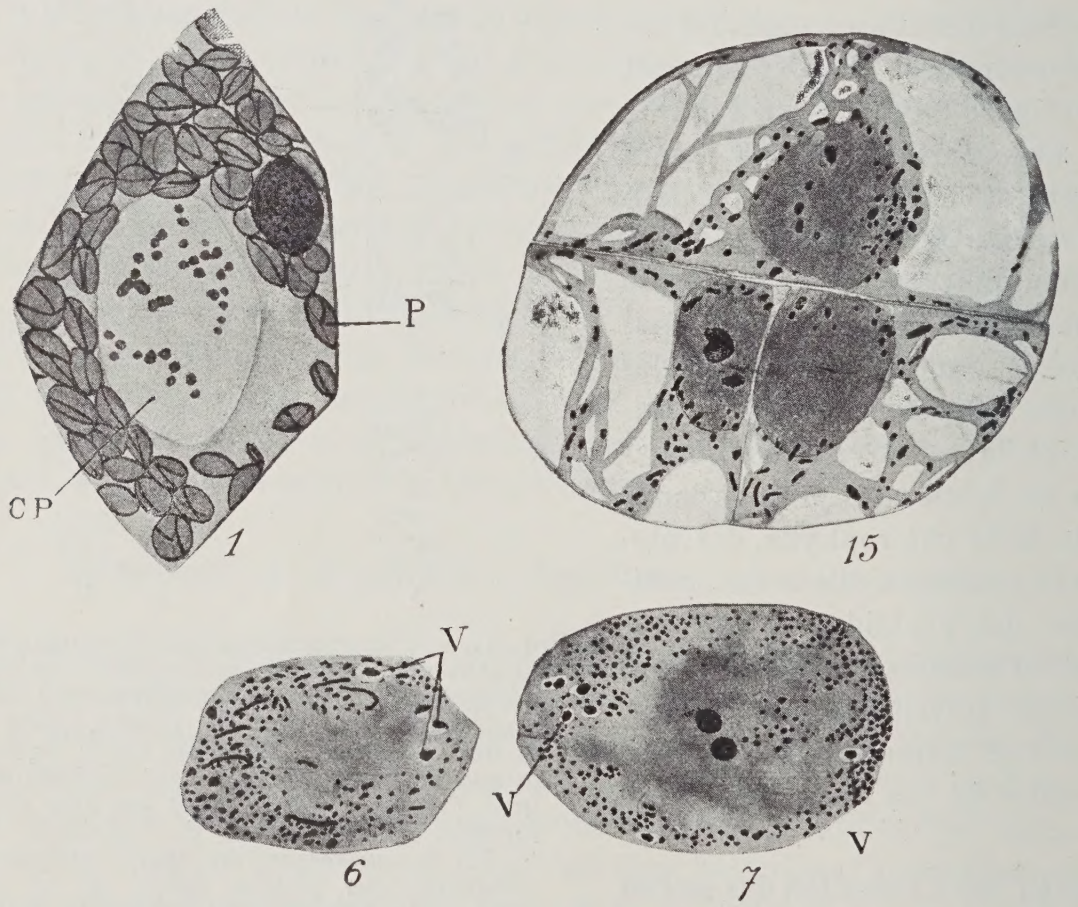


Fig. 58. — Chondriosomes dans un prothalle de Polypodiacée (*Adiantum Capillus Veneris*). — 1, Cellule végétative du prothalle ; P, chloroplastes amylifères. — 6, Oosphère très jeune et 7, oosphère au moment de la maturité ; V : vacuoles. — 15, Premières cellules résultant de la segmentation de l'oosphère fécondée (méthode de Regaud ; d'après Emberger, 1921).

Dans les Filicinées (Fougères), Emberger a montré que les spores, au moment de leur germination, et que toutes les cellules du prothalle qui en

dérivent, renferment à la fois de gros chloroplastes pourvus de grains d'amidon et des chondriosomes en forme de grains et de bâtonnets (fig. 58, *1*). Les cellules sexuelles (oosphères et spermatozoïdes), qui se forment aux dépens du prothalle, sont, au contraire, dépourvues de chlorophylle. Or, dans les cellules du prothalle qui leur donnent naissance, on constate que les chloroplastes perdent leur amidon et leur chlorophylle et prennent, peu à peu, l'allure de chondriosomes ordinaires. Dans l'oosphère, on ne trouve plus qu'un chondriome constitué par des chondriocontes, des bâtonnets et des grains, tous de même dimension (fig. 58, *6*, *7*), et il n'est pas possible de distinguer, parmi ces éléments, ceux qui résultent de la transformation des chloroplastes, de ceux représentant les chon-

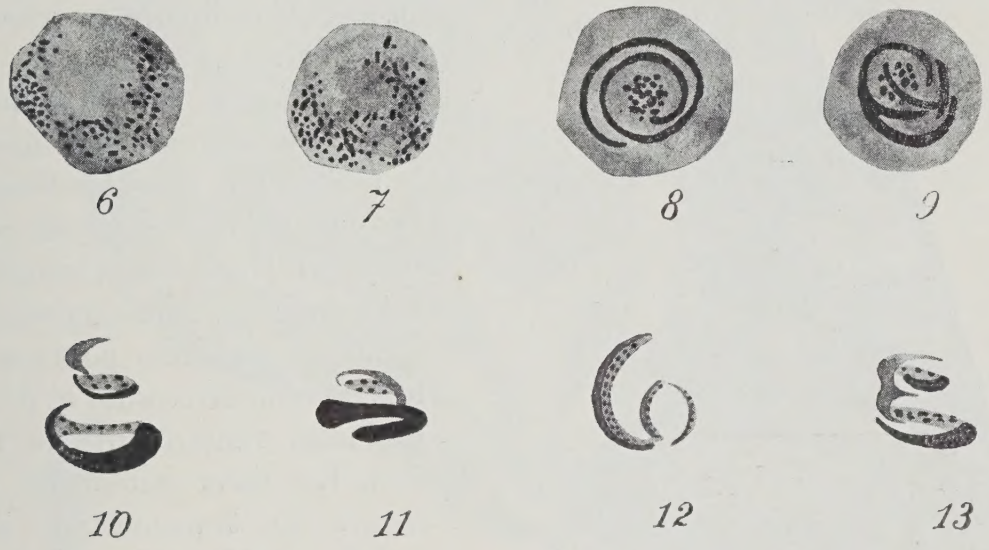


Fig. 59. — Chondriome des spermatozoïdes d'*Adiantum Capillus-Veneris*. — 6, 7, dans les cellules-mères des spermatozoïdes (spermatides). — 8, 9, premiers stades de la formation des spermatozoïdes. — 10 à 13, spermatozoïdes murs avec mitochondries disposées en deux files parallèles le long de la spire nucléaire (méthode de Regaud ; d'après Emberger, 1922).

driosomes qui coexistaient avec ces derniers. Un phénomène semblable se produit pendant la formation de l'anthéridie et, dans les cellules-mères, des spermatozoïdes (fig. 59, *6*, *7*), on ne retrouve plus qu'un chondriome exclusivement formé par des mitochondries parmi lesquelles il est impossible de distinguer les plastes des autres chondriosomes : ensuite, ces éléments s'alignent en une sorte de bande spiralée tout autour du spermatozoïde (fig. 59, *8* à *13*), comme cela s'observe dans ceux de certains Animaux.

Dans l'embryon qui résulte du développement de l'œuf, le chondriome conserve d'abord le même aspect que dans l'oosphère (fig. 58, *15*), et évolue d'une manière différente pendant la différenciation des tissus, selon qu'il se forme de la chlorophylle ou que le tissu reste incolore.

Dans la racine, et dans la tige, qui est souterraine, et, par conséquent, dépourvue de chlorophylle, le chondriome se modifie peu ; dans les cellules du parenchyme cortical, une partie des chondriosomes, surtout les chondriocontes, s'épaississent et deviennent un peu plus gros que les autres, ils

élaborent des grains d'amidon et représentent des leucoplastes. Par contre, dans les cellules du cylindre central, les leucoplastes ne se différencient pas, et se distinguent seulement des chondriosomes ordinaires par le fait qu'ils sont susceptibles de produire de l'amidon ; ils apparaissent sous forme de très longs et minces chondriocontes. Au contraire, dans les organes chlorophylliens, c'est-à-dire dans les feuilles, une partie des chondriosomes se transforment, par le processus ordinaire, en gros chloroplastes.

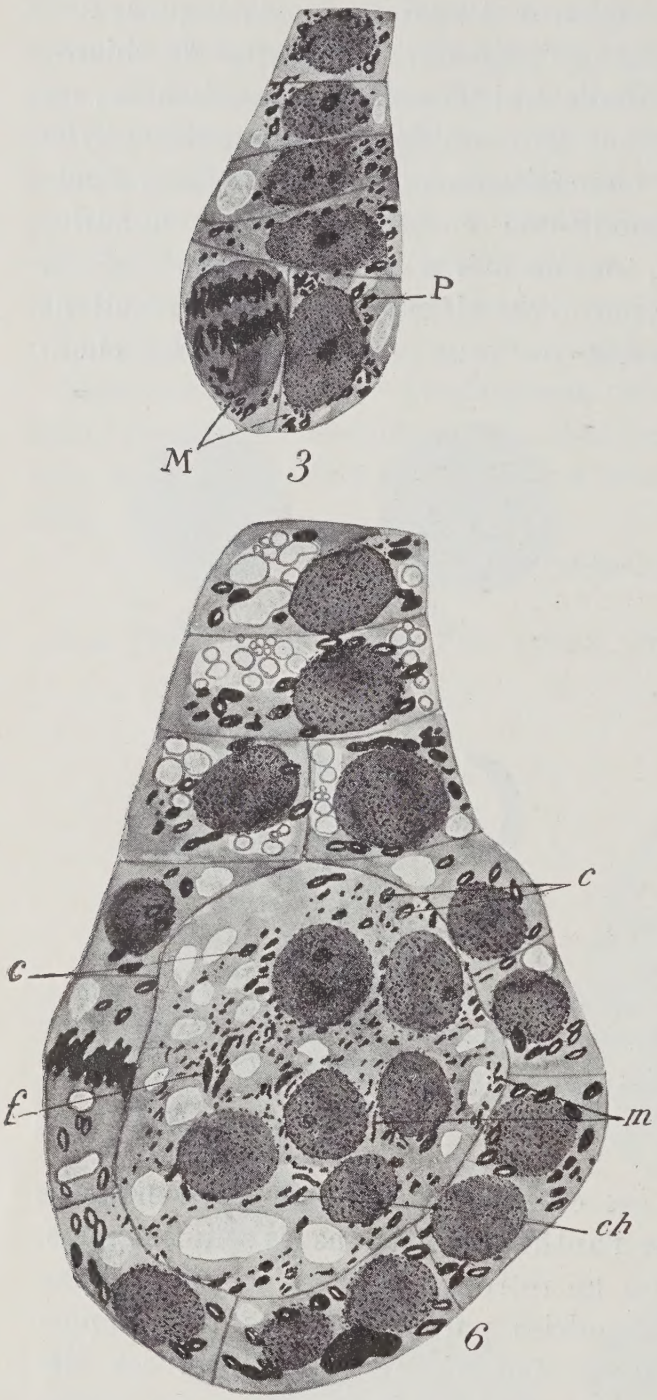


Fig. 60. — Chondriome dans le sporange des Fougères. — 3, Sporange très jeune de *Scolopendrium vulgare* ; P, chloroplastes ; M, autres chondriosomes. — 4, Sporange d'*Asplenium Ruta-muraria* au stade des cellules-mères primordiales ; les chloroplastes (*c* et *ch*) de ces cellules se transforment en chondriocontes en même temps qu'ils résorbent leur amidon et leur pigment (méthode de Regaud ; d'après Emberger, 1922).

Le sporange résulte de la division d'une cellule épidermique de la feuille. Or, dans les Fougères, les cellules épidermiques renferment toujours des chloroplastes. La cellule qui donne naissance au sporange est donc pourvue à la fois de chondriosomes et de chloroplastes renfermant de l'amidon. Ces deux catégories d'éléments se transmettent de la cellule épidermique originelle aux cellules qui résultent de sa division et constituent la première ébauche du sporange (fig. 60, *3*) ; mais, dans la cellule centrale (cellule-mère primordiale des spores), dont dériveront les spores, la chlorophylle disparaît, et l'on constate que les chloroplastes perdent leur amidon et leur chlorophylle et prennent l'aspect typique de chondriosomes ordinaires (fig. 60, *6*). Aussi se confondent-ils absolument avec les autres chondriosomes dans les cellules-mères définitives des spores (fig. 61, *1*) et dans les spores, où l'on observe un chondriome homogène constitué exclusivement de petits grains (fig. 61, *2*, *3*). Ce n'est qu'au début de la germination des spores, que, de nouveau, une partie des chondriosomes,

correspondant aux anciens chloroplastes, se transformeront de nouveau en chloroplastes.

Cholodnyi a observé des phénomènes assez semblables à ceux qu'a constatés Emberger dans les feuilles submergées de *Salvinia natans*. On sait que cette plante forme, à côté de véritables feuilles flottantes, des

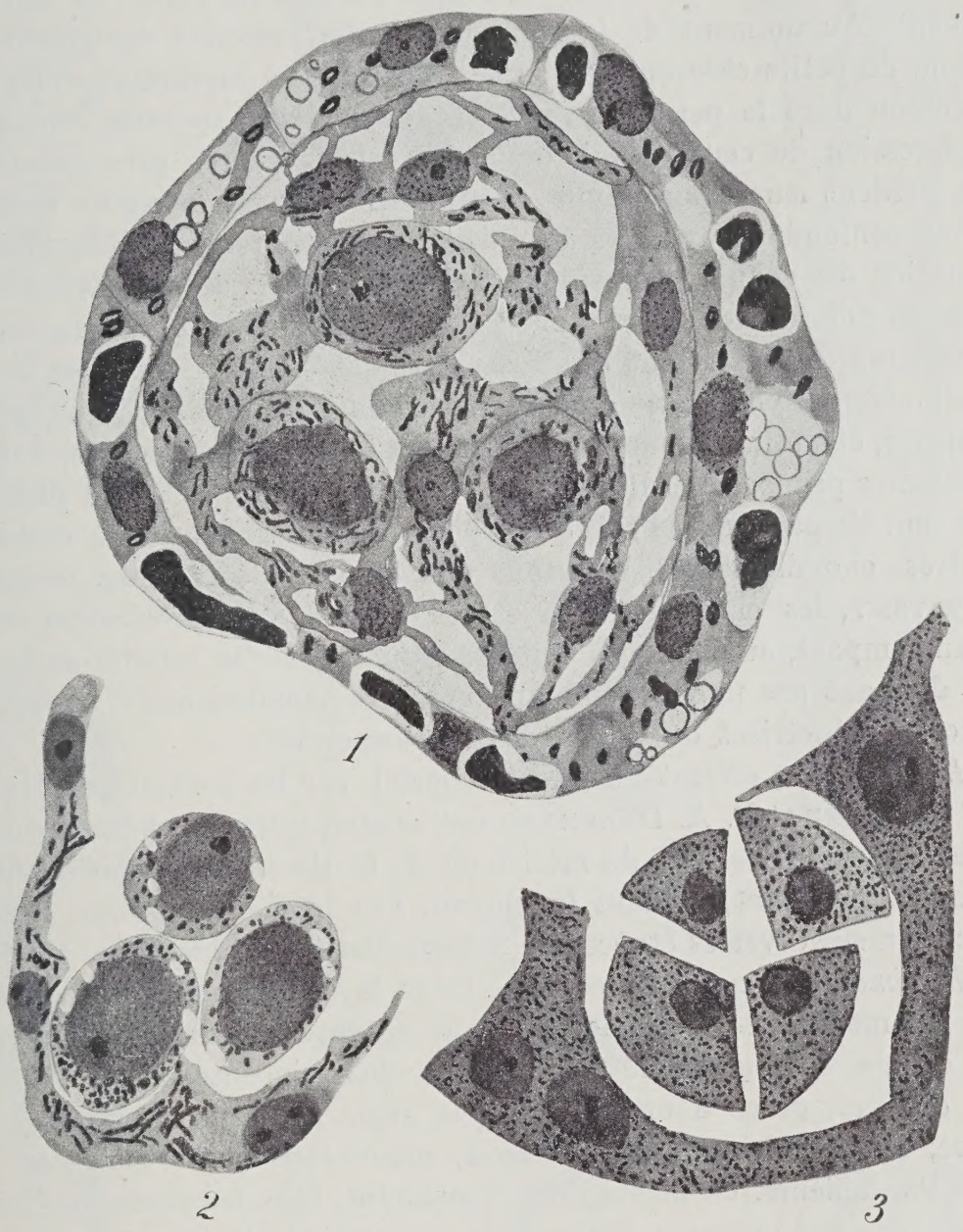


Fig. 61. — Chondriome dans le sporange des Fougères (suite de la fig. 60). — 1, Sporange d'*Asplenium Ruta-muraria* au début du stade des cellules-mères définitives. — 2, Cellules-mères définitives de la même espèce (entourées de l'assise nourricière). — 3, Tétrade et assise nourricière chez *Pteris aquilina* (méthode de Regaud ; d'après Emberger, 1922).

feuilles submergées réduites à leurs nervures, dépourvues de chlorophylle, et qui prennent l'aspect de racines. Ces feuilles renferment d'abord des chloroplastes et des chondriosomes, puis, au cours de leur développement, on assiste à une régression des chloroplastes qui se transforment en éléments mitochondriformes qu'il devient impossible de distinguer des chondriosomes proprement dits.

Dans les Equisétinées, la racine présente, d'après EMBERGER, les mêmes caractères que dans les Fougères ; mais de petits chloroplastes ronds, mêlés à des chondriosomes plus petits et en forme de grains, bâtonnets et chondriocontes, se rencontrent dans toutes les cellules du méristème de la tige et même dans la cellule apicale. La présence de chloroplastes est également générale dans toutes les cellules de la feuille, à tous les stades de son développement. Au moment de la sporogenèse, on retrouve également, dans l'écusson, de petits chloroplastes ; mais, au fur et à mesure que l'on passe de l'écusson dans le petit sac représentant le futur sporange, on assiste à la régression de ceux-ci qui, dans les cellules-mères primordiales des spores, perdent leur chlorophylle et prennent l'aspect de petits chondriosomes se confondant avec les chondriosomes proprement dits. Mais, dès la formation des cellules-mères définitives, on assiste, de nouveau, à la production de chloroplastes aux dépens d'une partie des chondriosomes et les spores mûres renferment de gros chloroplastes. Ainsi, dans les Equisetinées, la chlorophylle existe dans la tige et dans les feuilles, d'une manière permanente, et ne fait défaut que durant une phase très courte, dans les cellules-mères primordiales des spores. Aussi, en dehors de cette phase, les plastes sont-ils partout, à l'exception de la racine, très faciles à distinguer des autres chondriosomes. Ajoutons que, d'après de récentes recherches de LEWITSKY, les chondriosomes et les plastes s'assembleraient en un manteau compact, au cours des mitoses réductrices des cellules-mères des spores, donnant des figures semblables à celles signalées par WAGNER dans les mitoses réductrices du pollen des Angiospermes.

Les *Lycopodinées* offrent un intérêt spécial, car les travaux de HABERLANDT, SAPEHINE et P. A. DANGEARD ont montré que, dans les Sélaginelles, il n'existe, dans les cellules du méristème de la tige, qu'un plaste unique, en forme de croissant, coiffant le noyau. Les recherches plus récentes d'EMBERGER sur diverses espèces de Sélaginelles (*S. Kraussiana*, *Martensii* et *pulcherrima*) ont confirmé ce fait. Dans la cellule apicale et dans les cellules du méristème de la tige, on peut apercevoir, sur le vivant, dans chaque cellule, un seul plaste en forme de chondrioconte, accolé au noyau et très distinct, grâce à une réfringence assez accentuée (fig. 62, *1*). Au contraire, les chondriosomes ordinaires, moins réfringents, ne sont pas visibles. Par ailleurs, ce plaste offre, cependant, tous les caractères histochimiques des chondriosomes. Dans les préparations traitées par les techniques mitochondriales, il se confond généralement avec les chondriosomes ordinaires en forme de grains, bâtonnets et chondriocontes, qui coexistent avec lui ; parfois cependant, il s'en distingue par sa position sur le pourtour du noyau et sa dimension un peu plus élevée.

Ce plaste unique s'épaissit et s'imprègne de chlorophylle dans les cellules en voie de différenciation de la tige (fig. 62, *2*) ; puis il s'allonge et prend la forme d'une haltère, comme s'il allait se diviser. Plus tard, les deux renflements de l'haltère produisent, à leur tour, un étranglement qui les sépare en deux nouveaux renflements et, le phénomène se poursuivant, le chloroplaste prend la forme d'une longue chaîne de sphères réunies les

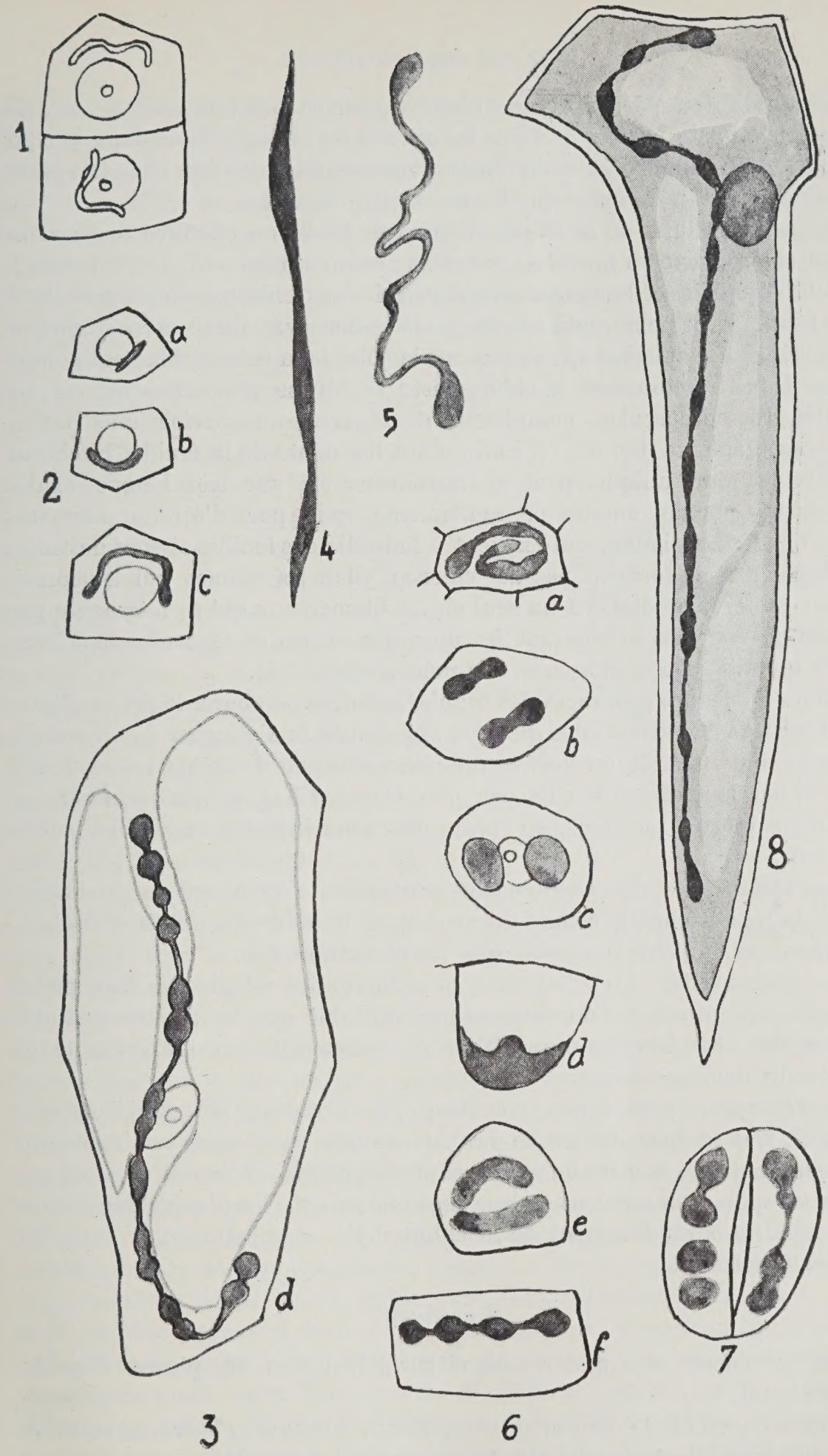


Fig. 62. — Chloroplastes des Sélaginelles. — 1 à 3, *Selaginella Kraussiana* : 1, cellules de la région apicale de la tige, avec un seul plaste filamenteux incolore. — 2, *a*, *b*, *c*, verdissement du plaste dans les cellules subapicales de la tige. 3, cellule différenciée du parenchyme cortical de la tige. — 4 à 8, *Selaginella Martensii* : 4, 5, chloroplaste des cellules du péricycle. — 6 (*a* à *f*), diverses formes des chloroplastes dans les cellules du parenchyme assimilateur. — 7, Stomate. — 8, Dent d'une feuille (*in vivo*, d'après Emberger, 1923).

unes aux autres par un mince filament, aspect qui témoigne de sa division incomplète (fig. 62, *3*). Dans les cellules du péricyle, cependant, le chloroplaste, très allongé et moins épais, conserve l'aspect d'un chondrioconte, plus allongé et plus épais que les autres fig. 62, *4*, *5*).

Dans les cellules de la feuille, même très jeune, on retrouve toujours un petit chloroplaste en forme de croissant ; celui-ci peut se diviser et, dans la feuille adulte, les cellules renferment parfois deux chloroplastes (fig. 62, *6*, *e*). La forme de ces chloroplastes est extrêmement variable : corps ronds ou allongés, grosses masses appliquées sur le côté de la cellule, filaments onduleux. Dans les stomates, le chloroplaste se divise généralement en plusieurs gros corpuscules complètement séparés ou parfois unis par de minces filaments (fig. 62, *7*). Enfin, dans les dents de la feuille, le chloroplaste, toujours unique, peut se transformer en une très longue chaîne constituée par de nombreux renflements unis par d'étroits filaments (fig. 62, *8*). Les ligules, qui existent à l'aisselle des feuilles et sont destinées à dégénérer, ne forment pas de chlorophylle : les cellules qui les constituent renferment d'abord un seul plaste filamenteux qui se fragmente peu à peu en vésicules se séparant les unes des autres et se confondant ainsi avec les autres chondriosomes, eux-mêmes vésiculisés.

Dans les jeunes sporanges, les cellules montrent d'abord de petits plastes en forme de chondriocontes qu'il est impossible de distinguer des chondriosomes ; mais, bientôt, on voit se différencier un ou deux plastes se distinguant par leur dimension un peu plus élevée. Chaque spore renferme un ou deux plastes incolores, en forme de chondriocontes et visibles sur le vivant.

La racine offre des phénomènes semblables à ceux qui se produisent dans la tige et chaque cellule du méristème ne renferme qu'un seul plaste filamenteux, à peine plus gros que les chondriosomes.

La présence, dans les cellules des méristèmes des Sélaginelles, d'un plaste unique, apporte donc une preuve incontestable que les plastes sont distincts des chondriosomes ordinaires et conservent leur individualité au cours du développement.

Les *Lycopodes* présentent, au contraire, une évolution plus simple de leurs plastes, très comparable à celle des Equisétinées : ici encore une régression des chloroplastes s'opère dans les cellules-mères des spores et ce n'est que dans les spores, au moment de leur germination, que les plastes transformés en chondriosomes élaborent de la chlorophylle et reprennent le caractère de chloroplastes.

Bryophytes.

On est encore très mal renseigné sur l'évolution des plastes dans les Bryophytes.

Les recherches de Rudolph, Scherrer, Sapehine, Mottier et P. A. Dangeard avaient cherché à démontrer que, dans ces Végétaux, la chlorophylle persiste à tous les stades du développement, y compris dans l'œuf, et qu'on trouve, dans toutes les cellules, à la fois des chloroplastes et des

chondriosomes. Il semble bien que ce soit le cas des *Anthoceros*, Hépatiques très spéciales constituant, à elles seules, un Ordre, celui des Anthocerotales. Chez ces plantes, il n'existe qu'un seul chloroplaste par cellule, chloroplaste en forme de croissant situé contre le noyau et se transmettant, par division, de cellules en cellules (fig. 63). Mais, il résulte des recherches plus récentes d'Alvarado, Senjaninova, Motte et Chalaud que les faits sont beaucoup plus complexes dans les autres groupes de Bryophytes : à certains stades du développement, la chlorophylle peut disparaître, tandis que les plastes revêtent des aspects mitochondriaux qui les font confondre avec les chondriosomes proprement dits ; Alvarado, Senjaninova, Motte et Chalaud ont été conduits ainsi à admettre que les chloroplastes de ces plantes dérivent des chondriosomes ordinaires et à se rallier à l'ancienne opinion, encore soutenue aujourd'hui par Lewitsky. En étudiant les paraphyses de *Mnium cuspidatum*, Alvarado a constaté que, dans les stades jeunes de leur développement, on n'y trouve pas de chloroplastes, mais uniquement des chondriocontes allongés et sinueux, de courts bâtonnets et des grains, et que ce sont une partie de ces éléments qui, dans les paraphyses adultes, se transformaient en chloroplastes.De son côté, Pierre Dangeard, qui a pu mettre en évidence la présence de chloroplastes dans la cellule initiale de la tige et dans les jeunes feuilles de *Fontinalis antipyretica*, est obligé de reconnaître que, dans les poils foliaires, de *Polytrichum*, les chloroplastes se décolorent et prennent l'apparence de chondriocontes.

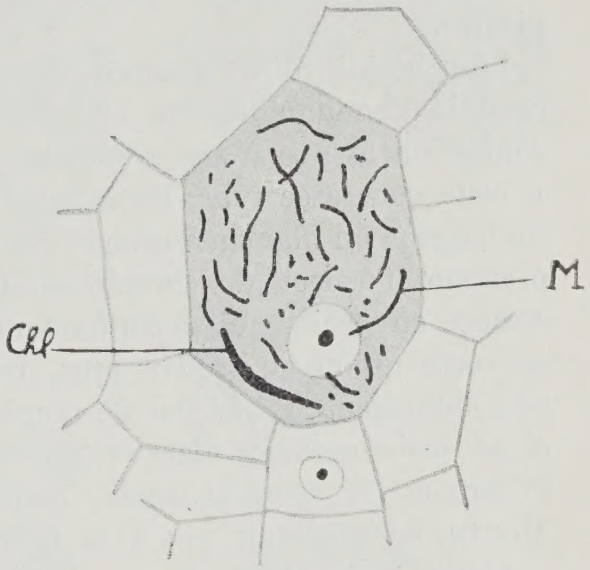


Fig. 63. — Oosphère d'*Anthoceros*. — Chl. : Chloroplaste unique ; M. : chondriosomes ordinaires (d'après Scherrer, 1913).

Senjaninova a constaté, d'autre part, que, dans les tissus donnant naissance aux cellules-mères des spores, chez *Catarinea ondulata* et *Physcomitrium piriforme*, les chloroplastes se désorganisent et se transforment en chondriosomes ; puis, dans le tissus sporogène, ces éléments se condensent, autour du noyau, formant un corps en demi-cercle, coiffant le noyau et constituant un chloroplaste unique. Celui-ci se divise, au moment de la mitose, en même temps que le noyau, en deux chloroplastes polaires. Ensuite, le chloroplaste se résoud en chondriosomes : ceux-ci se condensent, enfin, dans la spore mûre pour former, de nouveau, des chloroplastes. Le chondriome serait donc dans un état d'équilibre instable, pouvant passer alternativement de l'état de chondriosomes à celui de plastes. Mais cette interprétation, contraire à tous les faits observés dans les autres Végétaux, nous paraît inadmissible.

Dans un travail récent, Motte a suivi l'évolution des plastes dans divers

représentants du groupe des Bryophytes (Mousses et Hépatiques), et n'a pu confirmer non plus les résultats de Sapehine et Mottier.

Dans la plupart des Mousses (*Mnium punctatum*, *Hypnum fluitans*, etc), la cellule apicale de la tige renferme à la fois, d'après cet auteur, de petits chloroplastes lenticulaires et des chondriosomes ordinaires sous forme de mitochondries : les chloroplastes grossissent dans les tissus provenant de cette cellule, tandis que les autres chondriosomes se modifient peu. Dans *Gasterogrimmia crinita*, cependant, la cellule apicale et les cellules qui l'avoisinent immédiatement paraissent dépourvues de tout plaste et ne montrent que des chondriosomes en forme de grains, bâtonnets et chondriocontes : ce sont une partie de ces éléments qui engendrent les chloroplastes.

L'anthéridie offre d'abord, dans toutes les cellules, des chloroplastes remplis d'amidon (fig. 64, *1*) ; mais, dans les cellules-mères des spermatozoïdes, on assiste à une régression des chloroplastes tout à fait semblable à celle constatée, par Emberger, dans les Fougères : les chloroplastes s'allongent en filaments minces (fig. 64, *2*), perdent leur chlorophylle et prennent l'aspect de chondriocontes typiques ; ceux-ci se segmentent ensuite en grains qui se confondent avec les mitochondries préexistantes, en sorte qu'on ne trouve plus, dans ces cellules, qu'un chondriome d'aspect homogène, formé par de nombreuses mitochondries (fig. 64, *3*). Celles-ci se fusionneraient alors en un seul corps mitochondrial, appliqué contre le noyau du spermatozoïde, corps mitochondrial dans lequel, d'après Motte, ne tarderait pas à se former un grain d'amidon (fig. 64, *4*).

L'archégone dérive d'une cellule initiale, dans laquelle on ne trouve pas de chloroplastes, mais seulement un chondriome constitué par un mélange de grains, de bâtonnets et de filaments (fig. 64, *5*). L'oosphère montre le même aspect. Le sporogone issu du développement de l'œuf renfermerait des chloroplastes dans les cellules végétatives, tandis que les cellules sporogènes et les tétraspores qui en résultent ne contiendraient que des chondriosomes indifférenciés.

Motte a retrouvé des phénomènes analogues dans les Hépatiques (fig. 64, *7*). S'appuyant sur le seul fait que le chondriome homogène des cellules-mères des spermatozoïdes se fusionne en un corps mitochondrial unique, dans lequel se forme un grain d'amidon, Motte se rallie à l'opinion de Lewitsky, admet que les plastes dérivent de chondriosomes quelconques et combat la théorie de la dualité du chondriome chez les Végétaux verts. Mais cette conclusion, tout entière fondée sur un fait d'interprétation aussi délicat, manque de solidité. Il convient d'ajouter, d'ailleurs, que les résultats obtenus par Motte sur l'évolution des plastes pendant la formation des spermatozoïdes n'ont pas été confirmés par Gavaudan ; celui-ci admet que les cellules-mères des spermatozoïdes renferment des plastes qui semblent se transmettre dans les gamètes mâles. D'autre part, les recherches récentes de Chalaud et de Elliot Weier semblent démontrer que les cellules du tissu sporogène renferment des plastes, un seul, selon Elliot Weier, qui se transmettraient aux spores. La question

de l'évolution des plastes dans les Bryophytes est donc, comme on le voit, loin d'être résolue. Cependant, il nous semble résulter des travaux d'Alvarado, et surtout de ceux de Motte, que les plastes sont, à certains

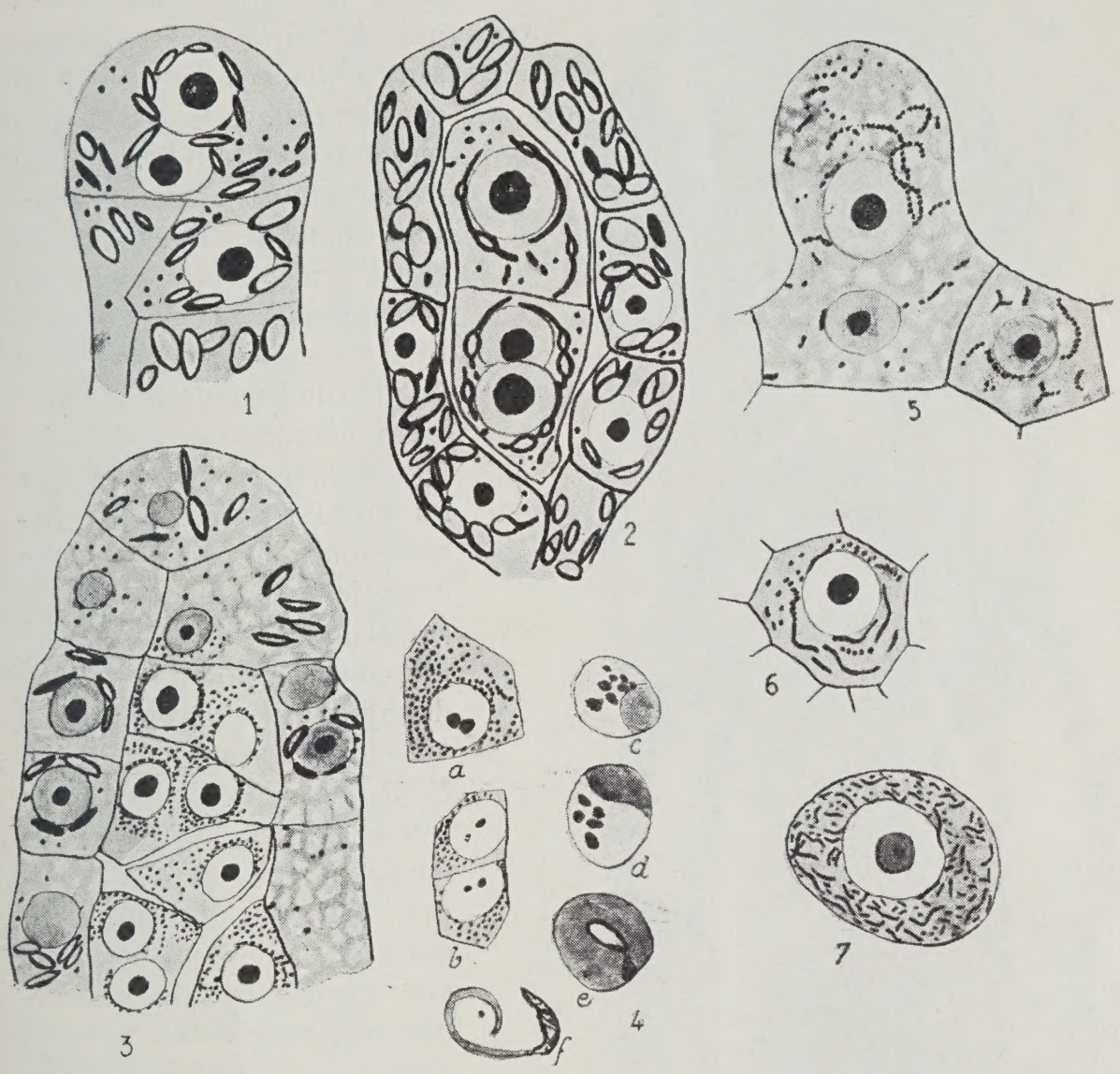


Fig. 64. — 1 à 3, Evolution des plastes dans l'anthéridie de *Mnium spinosum* ; stades successifs de la régression des chloroplastes dans les cellules-mères des spermatozoïdes. — 4, divers stades de l'évolution du chondriome dans les cellules-mères des spermatozoïdes et fusion des mitochondries en un corps amylifère, pendant le modelage du spermatozoïde. — 5, cellule initiale de l'archégone chez *Hylocomium splendens*. — 6, cellule profonde de l'archégone dans la même plante. — 7, oosphère mûre de *Lunularia cruciata* (d'après Motte, 1928).

stades, susceptibles de perdre leur chlorophylle et de revêtir l'aspect de chondriosomes indifférenciés.

Algues.

L'étude de l'évolution des plastes dans les Algues, entreprise par Mangenot, a apporté des faits très instructifs. Elle a montré, d'abord, qu'une des conditions qui influent beaucoup sur l'évolution de ces organites est *la présence*, *continue* ou *discontinue*, de la chlorophylle dans un Végétal. Dans les Algues supérieures, dont l'organisme comporte une division plus ou moins

accusée du travail physiologique, les deux catégories de chondriosomes se confondent dans toutes les cellules sans chlorophylle ; mais, dans les cellules des tissus assimilateurs, elles apparaissent nettement distinctes. Au contraire, dans les Algues inférieures dont tout l'organisme exerce uniformément la photosynthèse, les deux catégories d'éléments présentent des caractères tellement distincts qu'il ne serait même pas venu à l'idée de les rapprocher.

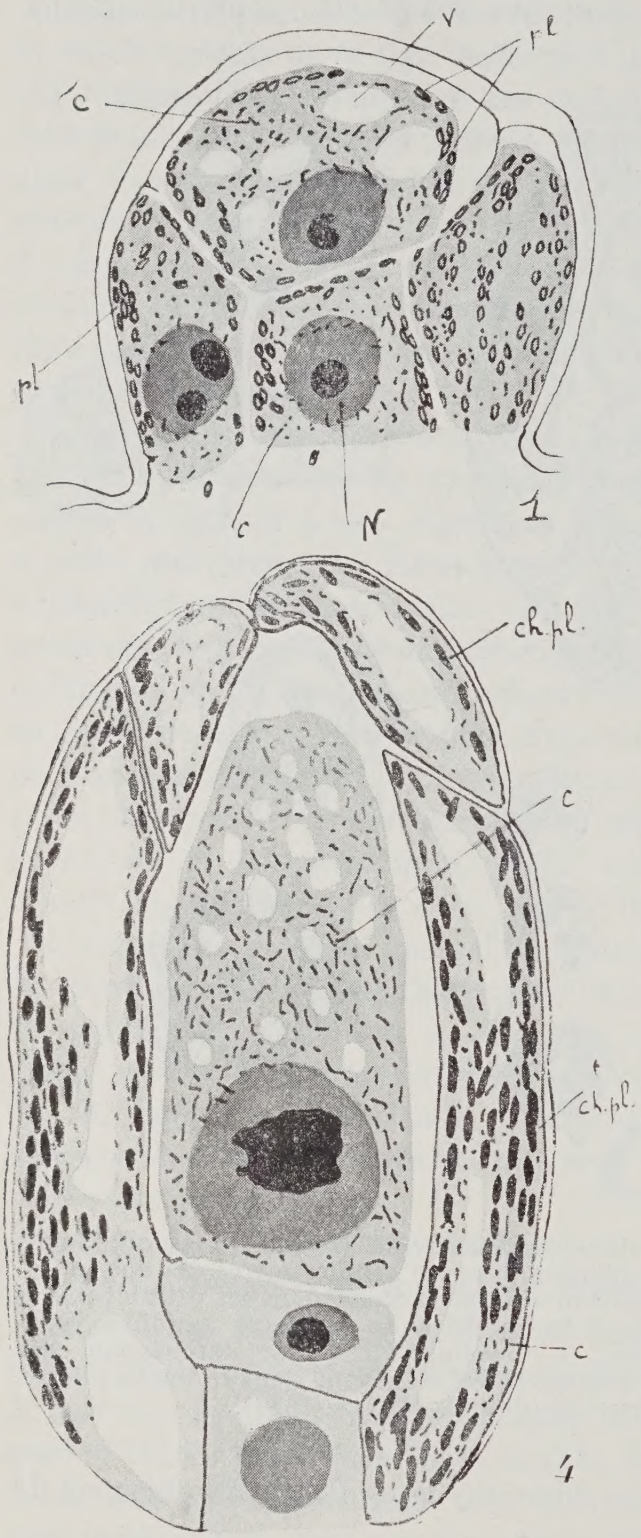


FIG. 65.— Chondriome dans l'oogone de *Chara fragilis*. — 1. Oogone à l'état d'ébauche extrêmement jeune : l'oosphère présente encore le même type cytologique que les cellules destinées à former son enveloppe ; *pl.* : chloroplastes ; *c* : chondriosomes ordinaires ; V : vacuoles ; N: noyau. — 4, Oogone plus développée ; dans l'oosphère, nettement différenciée, les plastes sont confondus avec les autres chondriosomes (méthode de Regaud ; d'après MANGENOT, 1922).

Le premier cas est réalisé par les Charophytes et surtout les Fucales et les Rhodophycées, où l'on retrouve une évolution des plastes assez semblable à celle que nous venons de décrire dans les Ptéridophytes et les Bryophytes.

Dans les Charophytes, il existe peu de chlorophylle dans la cellule apicale et l'on y trouve de petits chloroplastes ovoïdes, pourvus souvent d'un grain d'amidon, un peu plus gros que les chondriosomes ordinaires, représentés par des grains, de courts bâtonnets et quelques filaments. A mesure que les cellules résultant du cloisonnement de celle-ci se différencient, les chloroplastes grossissent, tandis que les autres chondriosomes conservent leurs dimensions primitives. L'oogone naît à une faible distance du point végétatif aux dépens de cellules pourvues de petits chloroplastes (fig. 65, *1*): ceux-ci subissent, dans l'oosphère, une réduction de volume concomitante à une perte de chloro-

phylle, puis prennent, peu à peu, l'aspect de grains ou de bâtonnets, absolument semblables aux chondriosomes ordinaires et dont il devient impos-

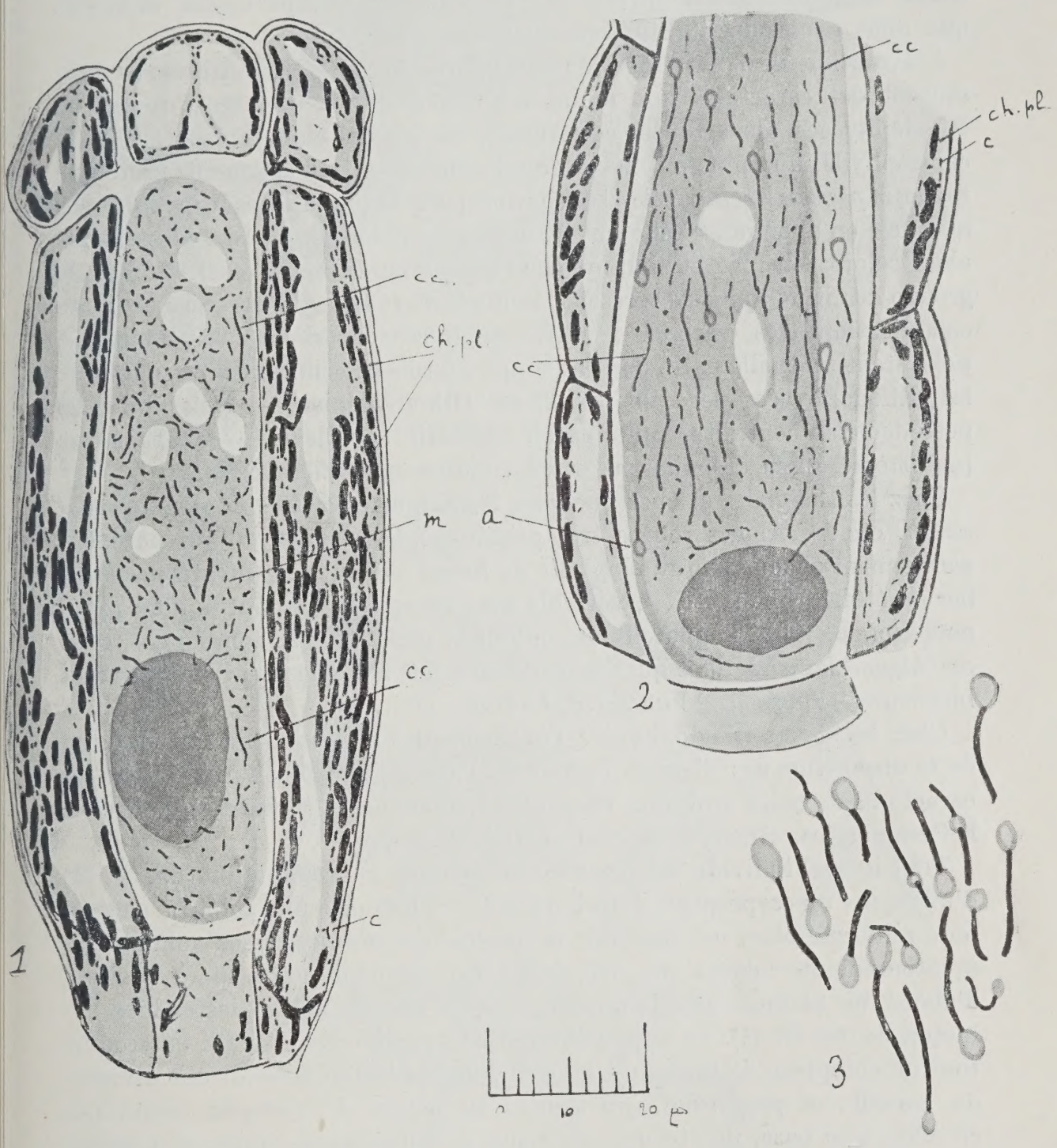


Fig. 66. — Chondriome dans l'oogone de *Chara fragilis* (Suite). — 1, Oogone vers le milieu de son développement ; apparition des chondriocontes (*c. c.*) dans l'oosphère ; *m*, chondriosomes ordinaires ; *Ch. pl.*, chloroplastes des cellules de l'enveloppe. — 2, Oogone vers la fin de son développement ; on voit, dans l'oosphère, mêlés aux chondriosomes ordinaires, de longs chondriocontes élaborateurs d'amidon. — 3, Groupe de chondriocontes élaborant de l'amidon (méthode de Regaud ; d'après Mangenot, 1922).

sible de les distinguer (fig. 65, *2*). L'oosphère reste incolore et, en se développant, élabore une grande quantité d'amidon : à ce moment, on constate qu'un certain nombre des éléments du chondriome s'allongent et

prennent l'aspect de chondriocontes typiques (fig. 66, *1*). Ce sont de longs chondriocontes qui représentent les leucoplastes et qui élaborent, sur leur trajet, les grains d'amidon (fig. 66, *2* et *3*), selon le processus ordinaire que nous avons décrit antérieurement.

L'évolution des plastes et leurs rapports avec les chondriosomes présentent des caractères non moins intéressants chez les Algues rouges ou Rhodophycées. Chez toutes ces Algues, les plastes élaborent, outre de la chlorophylle, une plus ou moins grande quantité d'un pigment protéique rouge, la *phycoérythrine*; celle-ci est parfois (chez la plupart des Rhodophycées marines) en abondance telle qu'elle masque la chlorophylle ; les plastes sont alors colorés en rose et sont appelés *rhodoplastes* (ῥοδος = rose). De plus, le groupe des Rhodophycées présente l'intérêt de réunir des organismes d'une complication très variable : les Rhodophycées inférieures, les Bangiales, présentent un thalle extrêmement simple, formé de cellules toutes pareilles ; les Rhodophycées les plus évoluées (Rhodyméniacées, Delesseriacées) possèdent, au contraire, un appareil végétatif complexe, avec des tissus (méristème, tissu assimilateur, tissu conducteur) différenciés.

Chez les Bangiales et chez quelques Némalionacées (*Chantransia*, *Rhodocorton*, etc...), Algues rouges très primitives, les cellules, toutes pareilles, contiennent chacune un rhodoplaste de forme caractéristique (disque régulier ou étoilé, ruban, etc...), variable avec les espèces et pourvu d'un pyrénoïde (cf. p. 160) : l'appareil chlorophyllien présente, par conséquent, chez ces Algues, les caractères qui seront décrits plus loin chez les Chlorophycées inférieures (*Spirogyra*, *Vaucheria*, *Codium*, etc...).

Chez les autres Rhodophycées, l'évolution des plastes dépend étroitement de la disposition des diverses parties de l'appareil végétatif ; on décrira les caractères de cette évolution chez une Némalionacée (*Lemanea*), puis chez le Céramiacées, Rhodyméniacées et Delesseriacées.

Tout nouvel individu de *Lemanea* provient de la germination (fig. 67, H) d'une spore ou carpospore, dont l'origine sera indiquée plus loin. La carpospore renferme alors un ensemble de plastes disciformes, assez volumineux et intensément colorés (fig. 67, G, H). En germant, cette spore produit d'abord un filament simple pourvu, comme elle, de chloroplastes bien caractérisés (fig. 67 H). Ce tube germinatif se ramifie rapidement et produit tout un complexe de filaments, au sein duquel s'établit aussitôt une division du travail ; ce *protonema*, qui tapisse les pierres des torrents, comprend, en effet, à sa base, une trame adhérente au substratum, trame de laquelle s'élèvent des bouquets étroitement contigus, de filaments dressés. Dans ces derniers, les chloroplastes issus de la carpospore se sont accrus, ont pris des formes irrégulières, anguleuses ou contournées (fig. 67, I) ; ces filaments dressés sont donc adaptés à l'exercice de la fonction chlorophyllienne. Les filaments intriqués formant la trame adhérente au substratum ont un tout autre rôle ; ils sont incolores et ne renferment donc pas de chloroplastes; cependant, vers la base des filaments dressés avec lesquels ils se continuent, on peut suivre tous les intermédiaires les reliant à ces derniers ; ce sont des cellules dont les plastes sont graduellement amincis et dé-

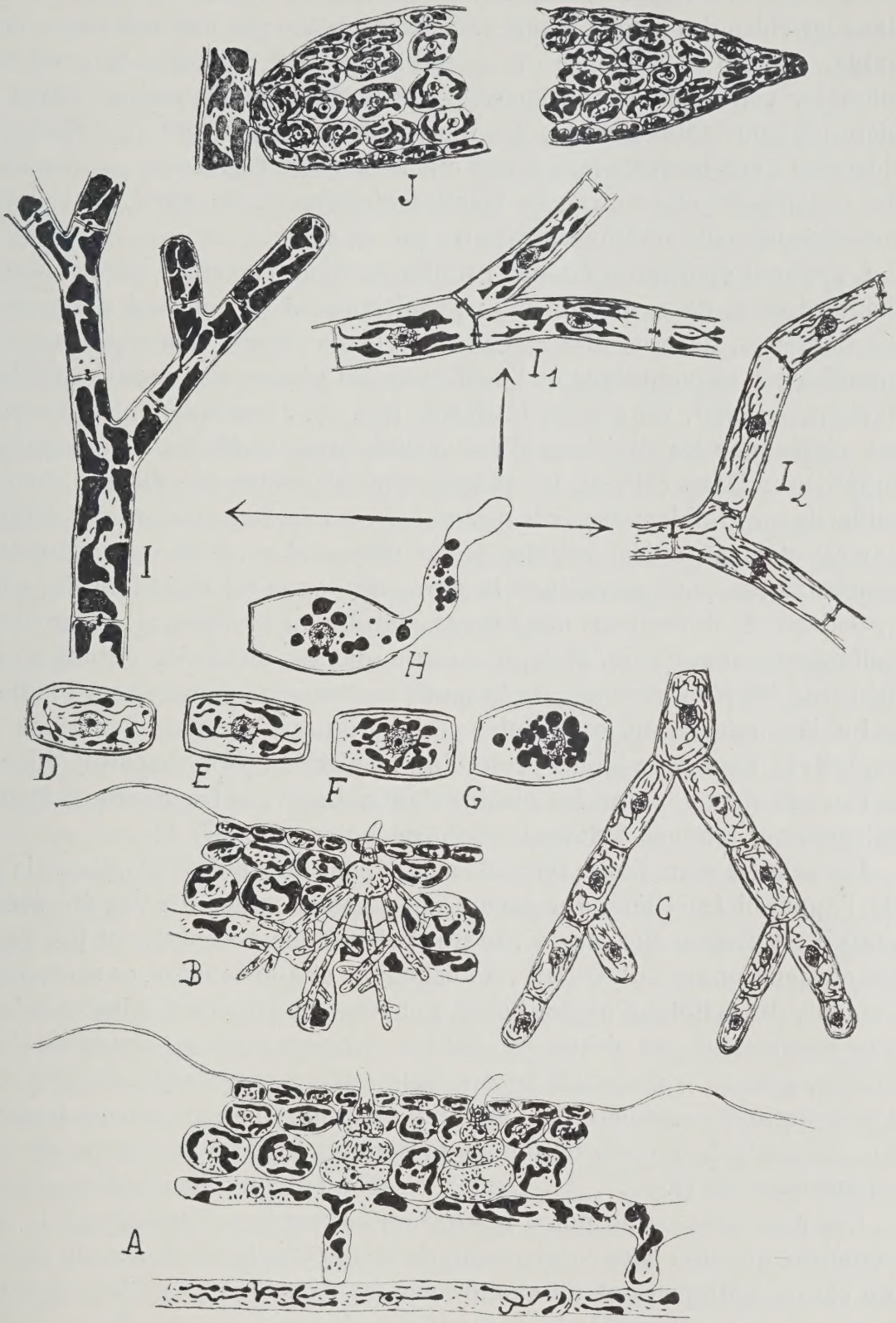


FIG. 67. — Cycle des plastes et des chondriosomes ordinaires, chez les *Lemanea* (Rhodophycées). — A. Fragment de la paroi de l'appareil sporifère, vu en coupe longitudinale ; au milieu des cellules assimilatrices, deux rameaux femelles, terminés chacun par le trichogyne saillant au dehors, ont été figurés ; noter le chondriome homogène (en forme de grains et de bâtonnets) de ces cellules. — B. Coupe similaire, comprenant un rameau femelle fécondé ; l'oosphère a produit un gonimoblaste ramifié, dont C est la représentation à un plus fort grossissement. De D à J et de J à A, explication dans le texte (d'après MANGENOT, 1923).

colorés : ces formes de passage sont nettement indiquées en I_1 (fig. 67) ; dans les rhizoïdes incolores eux-mêmes, on peut, par des méthodes convenables, mettre en évidence un assemblablge de filaments plus ou moins allongés, véritables chondriocontes, provenant évidemment, d'une manière plus ou moins directe, des plastes de la carpospore (fig. 67, I_2) ; les rhizoïdes dans lesquels les plastes ont subi cette régression paraissent être des organes de réserve : leurs cellules renferment, en effet, des quantités considérables d'« amidon floridéen » (cf. p. 657).

L'appareil sporifère naît par prolifération de certaines cellules des filaments dressés de ce protonéma ; primitivement, il contient donc, comme ces dernières, de gros plastes chlorophylliens ; mais, très rapidement, son organisation se complique et l'évolution des plastes s'en trouve affectée. Il devient, en effet, un organe fusiforme (fig. 67, J), creux, dont la croissance est réglée par les divisions d'une cellule apicale située à son extrémité supérieure. Dans celle-ci, les plastes sont devenus des disques de petite taille ; ils sont faiblement, mais nettement colorés. Dans les cellules détachées par cet élément apical, cellules qui se disposent en trois ou quatre assises concentriques pour constituer la paroi de l'appareil fructifère, les plastes grossissent et deviennent des rubans, simples ou ramifiés, relativement très volumineux (fig. 67, J). Mais, à mesure que ces appareils grandissent, les éléments les plus profonds de la paroi se trouvent soustraits à l'action de la lumière qu'arrêtent les cellules périphériques pourvues d'énormes chloroplastes ; dans ces régions profondes, la pigmentation disparaît donc peu à peu ; en même temps, les plastes s'amincissent, se fragmentent transversalement et tendent à devenir chondriocontes (fig. 67, A).

Les cellules sexuelles se forment aux dépens de cellules colorées de la paroi de l'appareil fructifère. La genèse des gamètes mâles n'a pas été étudiée ; mais il est certain que ceux-ci, de très petite taille, ne possèdent pas de plastes en fonctionnement. Quant au trichogyne et à l'oosphère, ce sont, primitivement, des cellules d'aspect banal, pourvues de gros rhodoplastes rubanés ; très rapidement, ces plastes *perdent leur pigment et, en même temps, s'amincissent, puis se fragmentent transversalement* : ce processus aboutit à une transformation complète de l'appareil chlorophyllien du gamète femelle en un ensemble de minces bâtonnets présentant tous les caractères de courts chondriocontes (fig. 67, A). C'est à ce moment qu'a lieu la fécondation.

Les premières carpospores bourgeonnées par l'œuf présentent la même structure que lui : elles contiennent, dans un cytoplasme dense, un ensemble de courts bâtonnets et de chondriocontes (fig. 67, B, C). Mais, bientôt, à mesure que le gonimoblaste se ramifie et s'accroît, certains de ces chondriocontes se renflent à une de leurs extrémités ou à leurs deux extrémités (fig. 67, D à F). Le processus s'accentue, exactement comme lors de la formation des chloroplastes chez les Angiospermes et, dans les carpospores mûres, on aperçoit un ensemble de gros plastes disciformes, très nettement colorés. En germant, ces carpospores reproduisent le protonéma, ce qui ramène au point de départ.

En résumé, au cours de l'évolution des *Lemanea*, les plastes, très volu-

mineux dans les cellules du protonéma dressé, subissent une *première régression* au moment de la formation de l'appareil fructifère : régression incomplète aboutissant à la constitution du méristème à petits plastes. Ces petits plastes grossissent et sont l'origine du volumineux appareil chlorophyllien des cellules assimilatrices du fuseau sporifère. Puis, *deuxième régression*, les plastes disparaissent des rhizoïdes et des cellules sexuelles. Enfin, dans les carpospores, les bâtonnets résultant de la régression des plastes grossissent et deviennent de nouveau de gros rhodoplastes. Par conséquent, au cours du cycle vital d'une *Lemanea*, deux fois les plastes régressent et deux fois ils se reforment, la deuxième régression étant beaucoup plus accusée que la première et consistant dans leur transformation en chondriocontes. En outre, dans certaines régions du protonéma (rhizoïdes) ou de l'appareil fructifère (cellules profondes), les plastes ont également régressé d'une manière plus ou moins complète, régression en rapport avec les conditions physiologiques locales. Pendant toute cette évolution, on constate toujours la présence, à côté des plastes, de petits bâtonnets grêles, droits ou courbes : ce sont des chondriosomes ne participant pas à la photosynthèse ; ils paraissent se confondre avec les plastes quand ceux-ci sont à l'état de chondriocontes.

Le cycle de l'activité des plastes est le même, *mutatis mutandis*, chez les Némaliacées, les Céramiacées, les Rhodyméniacées et les Délesseriacées Chez toutes ces Rhodophycées, l'appareil végétatif croît grâce aux divisions d'une cellule apicale dans laquelle existent très généralement des rhodoplastes très petits et peu pigmentés. Dans les cellules ainsi formées, les plastes grossissent et deviennent très volumineux ; mais, chez les Algues comportant un thalle massif, ce grossissement des plastes se produit exclusivement dans les régions périphériques, assimilatrices ; dans les parties profondes, constituées de cellules allongées à rôle conducteur, ou formant un tissu de réserve, les plastes ont, en effet, plus ou moins complètement disparu et sont à l'état de filaments, véritables chondriocontes. L'oosphère, le trichogyne et toutes les autres cellules du rameau carpogonial (cellules auxiliaires ; cf. p. 702) naissent généralement aux dépens des cellules assimilatrices et sont donc primitivement pourvues de gros plastes. Mais ceux-ci disparaissent rapidement de tous les éléments du rameau carpogonial, donnant naissance à un ensemble de bâtonnets très courts, ou de grains, parfois vésiculeux. Ces derniers passent dans les carpospores où ils grossissent et redeviennent des plastes très colorés. Dans les plantes à tétraspores, la formation, par méiose, de ces cellules, ne s'accompagne d'aucune modification de l'activité des plastes et chaque tétraspore contient de nombreux rhodoplastes intensément pigmentés.

Enfin, chez toutes les Némaliacées, Céramiacées, Rhodyméniacées et Delesseriacées,on observe, dans chaque cellule, à côté des plastes, des corpuscules bacilliformes ou granuleux constituant un chondriome inactif dans la photosynthèse. L'existence de ces éléments est d'autant moins douteuse que ceux-ci peuvent être, dans certains cas favorables (cellules internodales des *Ceramium* : *C. diaphanum*, p. ex.), très nettement aperçus sur le vivant.

Dans les Fucales (*Fucus*, *Pelvetia*, *Cystoseira*, etc...), la chlorophylle est, on le sait, toujours associée à un pigment brun, du groupe des lipochromes ou carotinoïdes : la *phycoxanthine*, et les chloroplastes sont souvent dési-

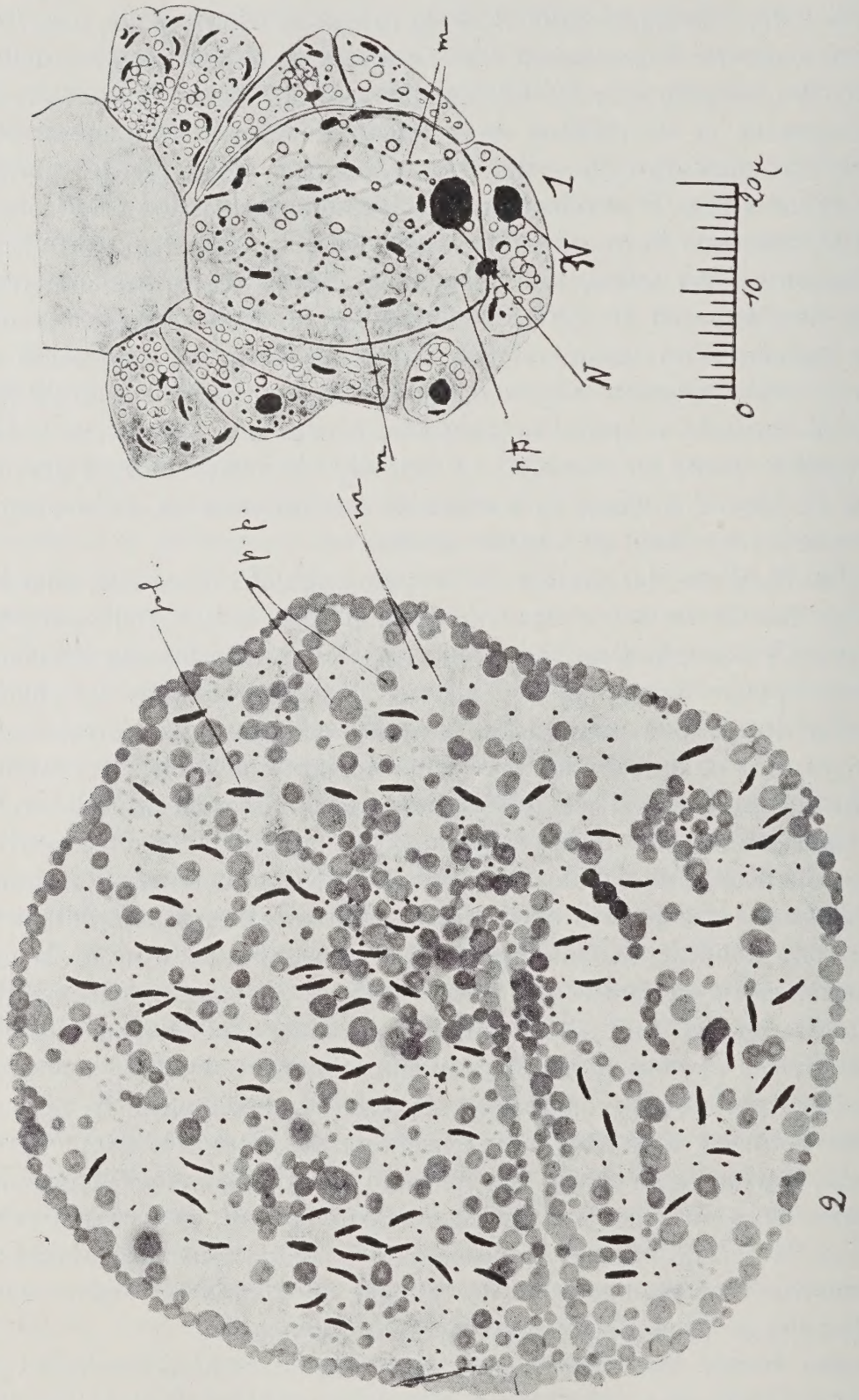


Fig. 68. — 1, Cellule apicale de *Fucus vesiculosus* ; les plastes offrent l'aspect de fuseaux ou de bâtonnets colorés en noir intense ; les mitochondries (*m*) comprises, comme les plastes, dans les mailles cytoplasmiques, sont de petits grains noirs ; *p. p.* : corps phénoliques (grains de « fucosane »). — 2, Oosphère fécondée, et en voie de bipartition, de *Fucus vesiculosus* ; les plastes (*pl.*) sont en forme de fuseaux ou de bâtonnets ; mêlés à eux, des mitochondries (*m*) et des corps phénoliques (*p. p.*) (méthode de Regaud ; d'après Mangenot, 1922).

gnés sous le nom de *phéoplastes*. La chlorophylle est présente dans toutes les parties de la plante, sauf dans les spermatozoïdes, mais elle n'est élaborée qu'en très faible quantité dans la cellule apicale et dans l'oogone. On retrouve donc partout, sauf dans les spermatozoïdes, la présence simulta-

née de phéoplastes et de chondriosomes ordinaires. Mais, dans la cellule apicale et dans l'oogone, les phéoplastes, élaborant très faiblement, se montrent aussi fragiles que les autres chondriosomes vis-à-vis des fixateurs : ils sont à l'état de petits bâtonnets ou de petits fuseaux, plus gros que les mitochondries, lesquelles représentent l'autre variété de chondriosomes (fig. 68). Dans l'anthéridie, enfin, les chloroplastes deviennent, peu à peu, minuscules et très pâles, tandis que se déroulent les cinq premières séries mitotiques ; lors de la sixième et dernière série de mitoses, une minuscule aiguille de carotène (1) apparaît sur chacun d'eux ; leur volume augmente dès lors ; l'aiguille de carotène s'accroît de manière correspondante, en même temps que ce pigment s'étend, à l'état amorphe, sur l'ensemble du plaste ; l'anthéridie même se trouve ainsi dotée d'un certain nombre de chromoplastes à carotène, dont chacun sera affecté, avec un noyau, à un spermatozoïde (Cf. p. 705). La figure 69 résume les traits principaux de l'évolution des plastes chez les Fucales.

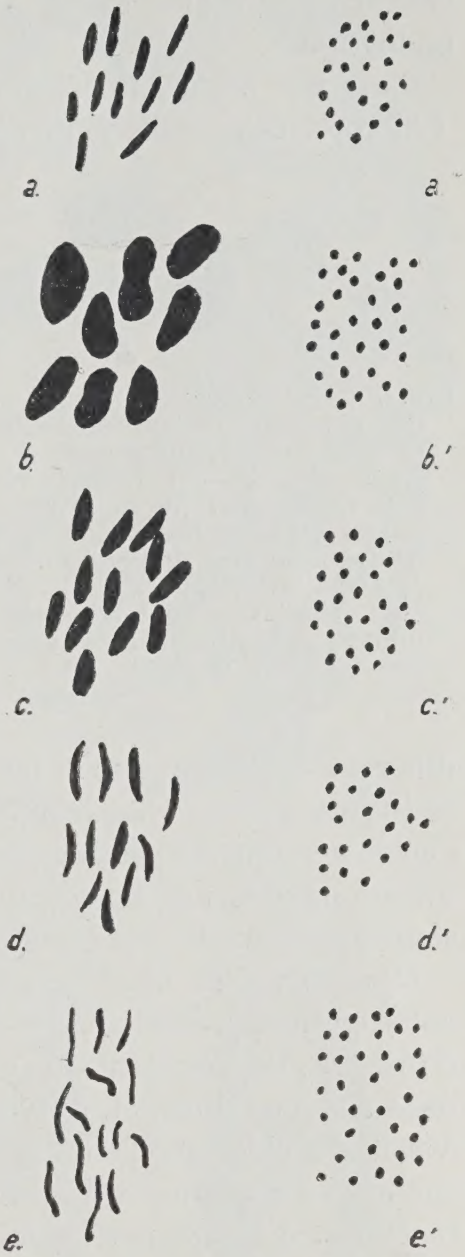


FIG. 69. — Formes et dimensions des phéoplastes et des chondriosomes chez les Fucales. — *a*, phéoplastes ; *a'*, chondriosomes dans la cellule apicale. — *b*, phéoplastes, *b'*, chondriosomes dans les cellules assimilatrices. — *c*, phéoplastes ; *c'*, chondriosomes dans les tissus profonds du thalle. — *d*, phéoplastes ; *d'*, chondriosomes dans l'oogone. — *e*, phéoplastes ; *e'*, chondriosomes dans l'anthéridie décolorée (avant la dernière série mitotique). (D'après MANGENOT, 1922.)

Chez les Laminariales, Phéophycées très évoluées, mais dont l'organisme est cependant moins différencié que celui des Fucales, la croissance est assurée par un méristème diffus, et non par une cellule apicale ; les cellules de ce méristème diffus sont moins différenciées que celle-ci, et les phéoplastes qu'elles contiennent, tout en étant beaucoup moins volumineux que ceux des cellules assimilatrices spécialisées dans la photosynthèse, sont nettement caractérisés (fig. 70). Dans les zoosporanges, la chlorophylle et la phycoxanthine subsistent et chaque zoospore contient un phéoplaste encore typique, de petite taille, il est vrai, et pourvu d'une aiguille de carotène. Ces Algues sont donc intermédiaires, du point de vue de l'évolution

1. Evidemment homologue et vestige de l'aiguille ou liseré de carotène existant sur le phéoplaste ou sur l'un des phéoplastes des zoospores ou spermatozoïdes des Phéophycées moins évoluées (cf. p. 137 et fig. 73).

de leur chondriome, entre les Algues supérieures, du type des Rhodophycées et des Fucales, et les Algues inférieures, que nous allons envisager maintenant.

Dans les Algues inférieures, à quelque groupe qu'elles appartiennent (Chlorophycées ; Rhodophycées et Phéophycées inférieures), la chlorophylle persiste en grande quantité à tous les stades du développement, y compris dans l'œuf. Aussi rencontre-t-on, dans toutes les cellules à la fois, des chloroplastes et des chondriosomes ordinaires qui se transmettent, par division, de cellules en cellules. Ces deux catégories d'éléments diffèrent essentiellement par leurs dimensions : les chloroplastes sont des éléments toujours volumineux, de formes variables suivant les espèces ; les chondriosomes ordinaires sont de petits grains ou de petits bâtonnets, parfois des chondriocontes, de l'ordre de 1 μ, environ, de diamètre (fig. 71). Ils diffèrent également par le fait que les chloroplastes sont sensiblement plus résistants que les chondriosomes aux fixateurs renfermant de l'alcool et de l'acide acétique. Cependant, les deux catégories d'éléments se colorent de la même manière par les techniques mitochondriales (fig. 71), et présentent simultanément des stades de division par étranglement.

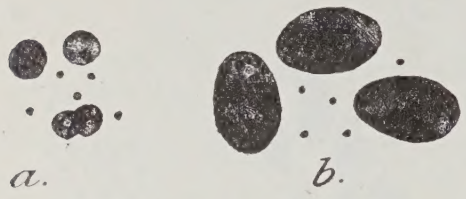


FIG. 70. — Formes et dimensions des chloroplastes (phéoplastes) et des chondriosomes chez les Laminariales. — *a*, Dans la région méristématique de la fronde ; un des phéoplastes (en forme de 8) est en voie de division. — *b*, Dans les cellules assimilatrices ; les plastes sont très volumineux ; les mitochondries n'ont pas changé (d'après MANGENOT, 1930).

Dans certaines Chlorophycées et notamment chez les Conjuguées, les chloroplastes présentent des formes compliquées sur lesquelles il convient d'insister ; ils n'existent qu'en petit nombre ou même à un seul exemplaire, dans chaque cellule, et, souvent ils ont été distingués des plastes des autres Végétaux chlorophylliens sous le nom de *chromatophores*. Ces « chromatophores » renferment, dans leur intérieur, des corpuscules réfringents, incolores, d'aspect parfois cristallin et de nature protéique qu'on nomme *pyrénoïdes*. C'est toujours autour de ces pyrénoïdes que se forment les grains d'amidon, qui entourent le pyrénoïde d'une sorte de couronne. Dans *Cosmarium* et dans *Zygnema*, par exemple, on trouve, dans chaque cellule, deux gros chromatophores de forme étoilée, comportant de fins et longs prolongements qui s'irradient autour d'un pyrénoïde placé au centre (fig. 72, *2*). Dans d'autres Algues vertes (*Ulothrix*, *Draparnaldia*), le chloroplaste est un anneau frangé par de profondes indentations, anneau dont la cellule, tonnelet allongé, est ceinturé vers son milieu (fig. 72, *1*) ; chez d'autres, c'est, dans chaque cellule, une grande plaque continue (*Mougeotia*, fig. 72,*3*; un chloroplaste de *Mougeotia laetevirens* peut atteindre une longueur de plus de 300 μ, sur une largeur dépassant 40 μ) ou un ensemble de bandes anastomosées (*Œdogonium*), parsemé de pyrénoïdes (fig. 72, *4*). Toute cellule de *Spirogyra* renferme un (fig. 11 et 71, *1*) ou plusieurs chloroplastes ; chacun est un ruban à bords déchiquetés, enroulé en une spire à tours plus ou moins serrés et comprenant de nombreux pyrénoïdes alignés sur sa ligne médiane.

Chez les Siphonocladales et les Siphonales, les chloroplastes offrent les formes et les dispositions les plus diverses. Chez les *Cladophora*, chaque article renferme un chromatophore réticulé et avec pyrénoïdes, analogue à ceux des *Œdogonium* ; mais, chez *Acetabularia*, on trouve, dans tout article, de très nombreux chloroplastes, à contour irrégulier, dont chacun porte plusieurs grains de carotène, à l'exclusion de pyrénoïdes ou de grains d'amidon (Mangenot et Nardi). Les chloroplastes de *Vaucheria* sont dépourvus de pyrénoïde et d'amidon ; ceux de *Codium*, dépourvus de pyrénoïde, mais pourvus d'amidon ; ceux de *Bryopsis* pourvus chacun d'un gros pyrénoïde. Chez *Caulerpa* et *Derbesia*, les chloroplastes, sans pyrénoïdes, paraissent élaborer de l'amidon suivant un processus assez singulier et encore mal connu (Ernst, Czurda). Dans les Péridiniens, enfin, le chromatophore unique est en forme de réseau distribué dans tout le cytoplasme (Chatton) ; et, dans les Diatomées (fig. 71, *4* et *5*) et les *Closterium*, il existe, généralement, de gros « chromatophores » en forme de lame occupant la partie marginale de la cellule.

On sait, depuis les travaux de Schmitz que les « chromatophores » se divisent, en même temps que le noyau, à chaque partage de la cellule, et se transmettent, par conséquent, par division, de cellules en cellules, à partir de l'œuf, Strasburger a même pu suivre, sous le microscope, la division du « chromatophore » des Spirogyres pendant le partage cellulaire.

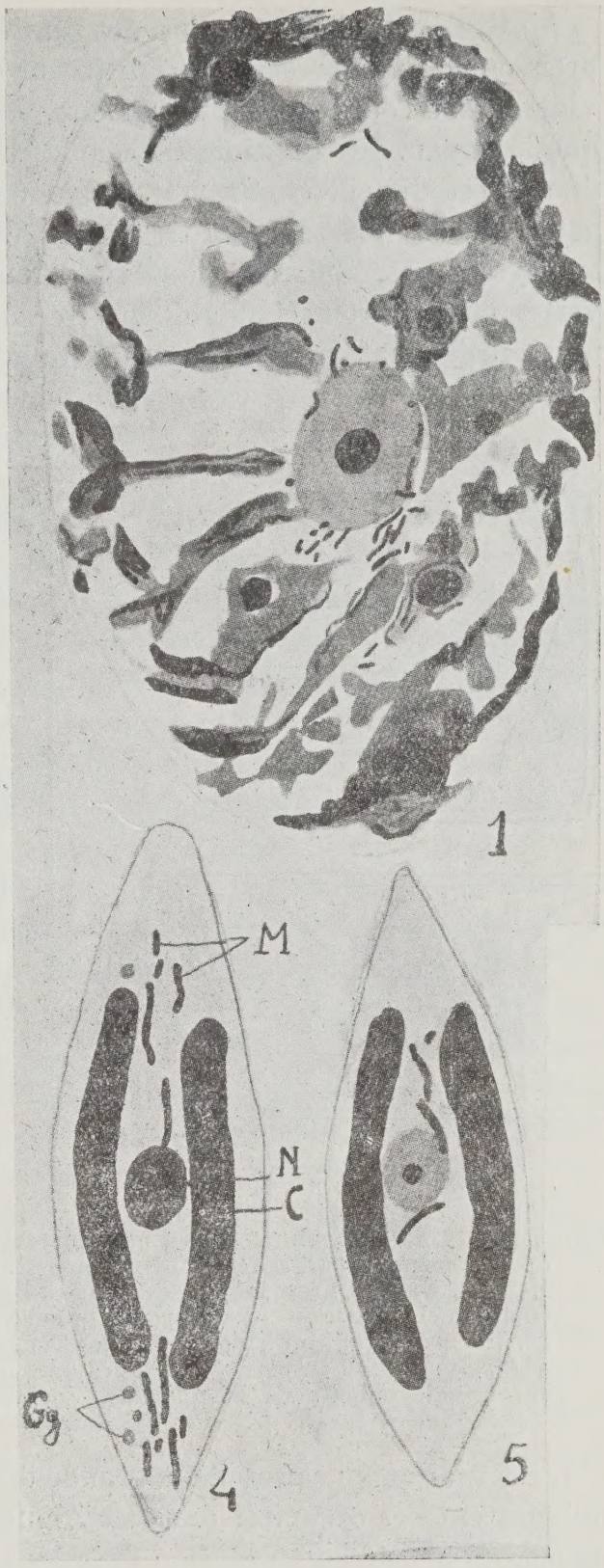


Fig. 71. — 1, Coupe très mince dans une cellule de *Spirogyra maxima* ; au milieu des circonvolutions formées par les spires sectionnées du chloroplaste spiralé, on voit le noyau (pourvu d'un nucléole) et les chondriosomes, granuleux ou bacilliformes. — 4, 5, Cellules de *Navicula* sp. (Diatomée) avec chloroplastes (phéoplastes), C ; les chondriosomes ordinaires sont des bâtonnets et des chondriocontes, M ; N, noyau ; Gg, globules graisseux (d'après Guilliermond, 1915).

Ainsi, l'étude de l'évolution des plastes dans la série végétale apporte la preuve décisive que ceux-ci constituent des organites conservant leur individualité au cours du développement, et se transmettant toujours, de même que le noyau, par division, de cellules en cellules, à partir de l'œuf. Cette preuve est difficile, sinon impossible à obtenir par l'étude des Phanérogames, où les plastes sont très petits et très nombreux dans les cellules embryonnaires. Mais elle nous est donnée par l'étude de certaines Algues vertes où le chromatophore, souvent unique et très gros, peut-être suivi aussi facilement que le noyau à tous les stades du développement.

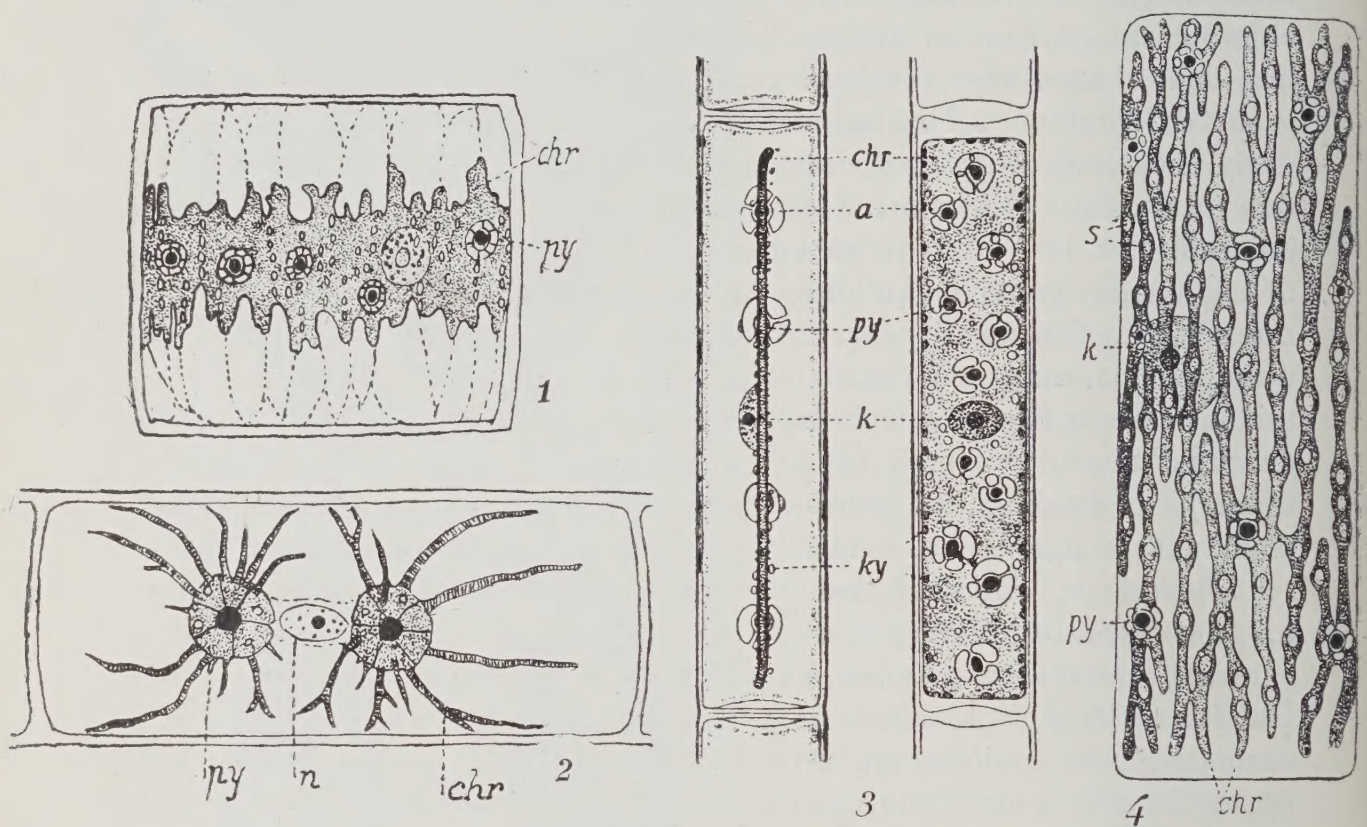


Fig. 72. — Chromatophores des Chlorophycées. — 1. Chromatophore (chloroplaste) de *Draparnaldia* (d'après Schmitz). — 2. Chromatophores de *Zygnema* (d'après Palla). — 3. Chromatophores (vus de face et de profil) de *Mougeotia scalaris* (d'après Palla). — 4. Chromatophore d'*Œdogonium* (d'après Schmitz). — *chr.* : chromatophore ; *py.* : pyrénoïde n. : noyau (fig. 2) ; *k.* : noyau (fig. 3 et 4) ; *s.* : amidon ; *ky.* : « karyoïdes » de Palla (corps tannoïdiques précipités sur le chloroplaste de *Mougeotia*).

Il est vrai qu'en raison de la grande différence de forme et de dimensions qu'affectent ces organites dans les Algues, certains pourraient être tentés de contester leur homologation avec les chloroplastes des autres Végétaux. Mais les chromatophores présentent tous les caractères histochimiques des chloroplastes ordinaires ; ils ne s'en distinguent que par leur petit nombre, leurs dimensions plus grandes et leurs formes plus compliquées. D'autre part, il existe, entre les chloroplastes de ces Algues et les chloroplastes des Phanérogames, tous les intermédiaires ; tel est, par exemple, le cas de l'*Anthoceros* où on ne rencontre dans chaque cellule qu'un seul chloroplaste, relativement petit, en forme de croissant, et accolé au noyau. Chez les Sélaginelles (plantes assez voisines des Lycopodes, dont les chloroplastes

présentent les mêmes caractères que dans les Phanérogames et peuvent affecter des formes mitochondriales typiques), enfin, les recherches d'Emberger ont démontré la présence, dans toutes les cellules embryonnaires, d'un seul leucoplaste en forme de chondrioconte, à peine plus gros et un peu plus réfringent que les autres chondriosomes. On peut suivre sur le vivant la division de ce leucoplaste pendant le partage cellulaire et sa transformation, dans les cellules différenciées, en un unique chloroplaste pourvu de plusieurs renflements provenant de sa division incomplète (fig. 62). Enfin, l'identité entre les figures d'altération des plastes chlorophylliens des Algues et celles des chondriosomes ordinaires, achève de dissiper toute incertitude quant à la nature des premiers.

Ces faits apportent, en même temps, une preuve indirecte en faveur de l'opinion très vraisemblable, d'accord avec tous les faits observés, mais non démontrable, que les chondriosomes ordinaires conservent aussi leur individualité au cours du développement et se transmettent, par division, de cellules en cellules. Tous les faits tirés de l'évolution des chondriosomes chez les Animaux, aussi bien que chez les Végétaux, démontrent, comme nous l'avons vu, que ces corpuscules sont des organites permanents de la cellule ; on est ainsi conduit à cette conclusion que les chondriosomes sont incapables de se former *de novo*, mais on ne peut en apporter la preuve certaine. Le fait qu'il est démontré que les plastes, organites absolument semblables, morphologiquement et histochimiquement, aux chondriosomes ordinaires, et considérés comme une catégorie spéciale de chondriosomes, conservent leur individualité, montre, en même temps, qu'il y a beaucoup de vraisemblance pour que tous les autres chondriosomes se comportent de même.

Stigma ou tache oculaire. — Il convient de mentionner ici l'existence d'un corpuscule rouge orangé que l'on rencontre chez la plupart des Algues unicellulaires flagellées (presque toutes les Hétérocontées en sont dépourvues) et dans les zoospores et spermatozoïdes des Algues pluricellulaires vertes et brunes. La teinte de ce corpuscule, auquel on donne le nom de *stigma*, est due à la présence d'un pigment du groupe des carotinoïdes, comme le prouvent les réactions microchimiques effectuées par de nombreux auteurs.

Du point de vue morphologique, le stigma est manifestement, dans les cas les plus simples, une dépendance du chloroplaste, ou d'un des chloroplastes, de la cellule ; ce fait est particulièrement évident dans les cellules flagellées (zoospores, spermatozoïdes) des Phéosporées : il se présente comme un petit territoire de la marge d'un phéoplaste, dans lequel le carotène est démasqué par disparition de la chlorophylle et du pigment brun (Cf. fig. 73). Dans les spermatozoïdes des *Fucus*, cellules dépourvues de phéoplastes, le stigma est, comme l'ont démontré les travaux concordants de Guignard, Kylin, Mangenot, Richard, un chromoplaste à carotène dérivé d'un phéoplaste : celui-ci a, d'abord, au cours du développement de l'anthéridie, diminué de taille jusqu'à devenir très petit ; puis un bâtonnet de carotène est apparu à sa surface ; le volume du plaste s'est alors accru, à mesure que le carotène s'accumulait peu à peu à son niveau. Il paraît donc légitime d'admettre comme l'ont fait Rothert (1914), puis Mange-

NOT (1926), enfin A. et L, LWOFF (1931), que, même chez les Flagellés à structure très différenciée (Euglenacées, p. ex.), dans lesquels le stigma est morphologiquement indépendant de l'appareil chlorophyllien, ce corpuscule représente un chromoplaste spécial (1). Le carotène y sensibiliserait à la lumière certaines réactions grâce auxquelles la cellule serait orientée dans le sens de la plus grande ou de la moins grande intensité lumineuse (phototropisme positif ou négatif).

La réversibilité fonctionnelle des plastes et les faits connexes.

Les recherches poursuivies sur l'évolution des plastes chez les Algues, en particulier celles effectuées par EMBERGER et MANGENOT, éclairent singulièrement le problème de la signification des plastes. Elles nous fournissent tout d'abord la preuve indéniable que, contrairement à ce qu'admettent encore certains auteurs (LEWISTKY et son école, ALVARADO, MOTTE, JUTTA VON LOUI, CHALAUD, etc...), les plastes ne doivent pas être considérés, ainsi qu'on l'avait fait d'abord, comme le résultat d'une différenciation de chondriosomes quelconques, mais constituent, en réalité, une catégorie spéciale de chondriosomes, n'ayant aucun lien génétique avec les chondriosomes ordinaires. Elles complètent ainsi l'étude des Phanérogames, dans lesquelles l'indépendance respective des plastes et des autres chondriosomes apparaît beaucoup moins clairement. Elles apportent la démonstration rigoureuse que les plastes conservent leur individualité au cours du développement et se transmettent toujours, par division, de cellules en cellules, vérifiant ainsi les conceptions de W. SCHIMPER et A. MEYER. Enfin elles montrent que les plastes sont, dans les cellules dépourvues de chlorophylle, des éléments qui présentent tous les caractères morphologiques et histochimiques des chondriosomes ordinaires et peuvent, sans modifier leurs formes, ni leur chimisme, élaborer de l'amidon. Au contraire, ils deviennent très gros et prennent une résistance plus grande vis-à-vis des fixateurs, dès qu'ils élaborent de la chlorophylle ; ils ont alors les caractères, depuis longtemps connus, des chloroplastes et sont d'autant plus volumineux qu'ils contiennent plus de chlorophylle. Il y a plus : les plastes apparaissent, non pas comme un stade définitif et terminal de l'évolution des chondriosomes, mais comme un stade transitoire. Ils continuent, une fois formés, à conserver les caractères des chondriosomes : ils se multiplient par division et,

1. La signification du stigma fut autrefois et reste encore discutée : STRASBURGER (1892), SCHILLER (1907), FRANCÉ (1908) admettaient qu'à la tache pigmentaire (*pigmentosa* de FRANCÉ) étaient annexés, soit des grains de paramylon (Euglènes, FRANCÉ), soit un corps lenticulaire, homogène et hyalin (*Cladophora*, STRASBURGER ; *Ulva*, SCHILLER). GRASSÉ (1925), puis DUBOSCQ et GRASSÉ (1931) ont tenté d'assimiler le stigma au corps parabasal observé dans les cellules de nombreux Flagellés, corps qui, d'après ces savants, serait lui-même comparable à un appareil de Golgi (Cf. p. 276). Mais, dès 1926, MANGENOT montrait que les arguments sur lesquels repose cette interprétation paraissent inapplicables au cas des zoospores et des gamètes des Algues ; CHADEFAUD admet aussi (1931) que le stigma dérive des plastes ; il serait, d'après cet auteur, constitué d'une substance incolore (*leucostigma*), imprégnée secondairement de pigments carotinoïdes ; mais ce substratum incolore n'a jamais été observé chez les Phéophycées, où l'étude du stigma est cependant particulièrement aisée ; et, chez ces Algues, le territoire orangé apparaît toujours d'emblée au sein du phéoplaste.

dès que le produit élaboré disparaît, on les voit reprendre l'aspect et les caractères des chondriosomes ordinaires, et, s'il s'agit de chloroplastes, diminuer progressivement de volume et perdre leur résistance vis-à-vis des fixateurs. Il y a donc, comme l'a montré pour la première fois EMBERGER, une *réversibilité* très nette. Le plaste en forme de grain ou de filament, en se chargeant de produit élaboré, se déforme, surtout s'il fabrique de la chlorophylle ; puis, lorsque la matière secrétée disparaît, il retourne à la forme chondriosome (fig. 74). Le chloroplaste nous apparaît comme un chondriosome hypertrophié par le pigment qu'il a accumulé, et tout à fait comparable à un leucoplaste hypertrophié par le grain d'amidon qu'il a élaboré. De même que ce dernier peut reprendre sa forme initiale après digestion de l'amidon qu'il renferme, de même le chloroplaste est capable de revenir à sa forme de chondriosome après résorption de sa chlorophylle. Il n'est donc pas exact de dire que les plastes dérivent de la différenciation de chondriosomes ; les plastes morphologiquement différenciés ne sont autre chose que des chondriosomes en voie de fonctionnement et chargés, transitoirement ou définitivement, d'un produit élaboré.

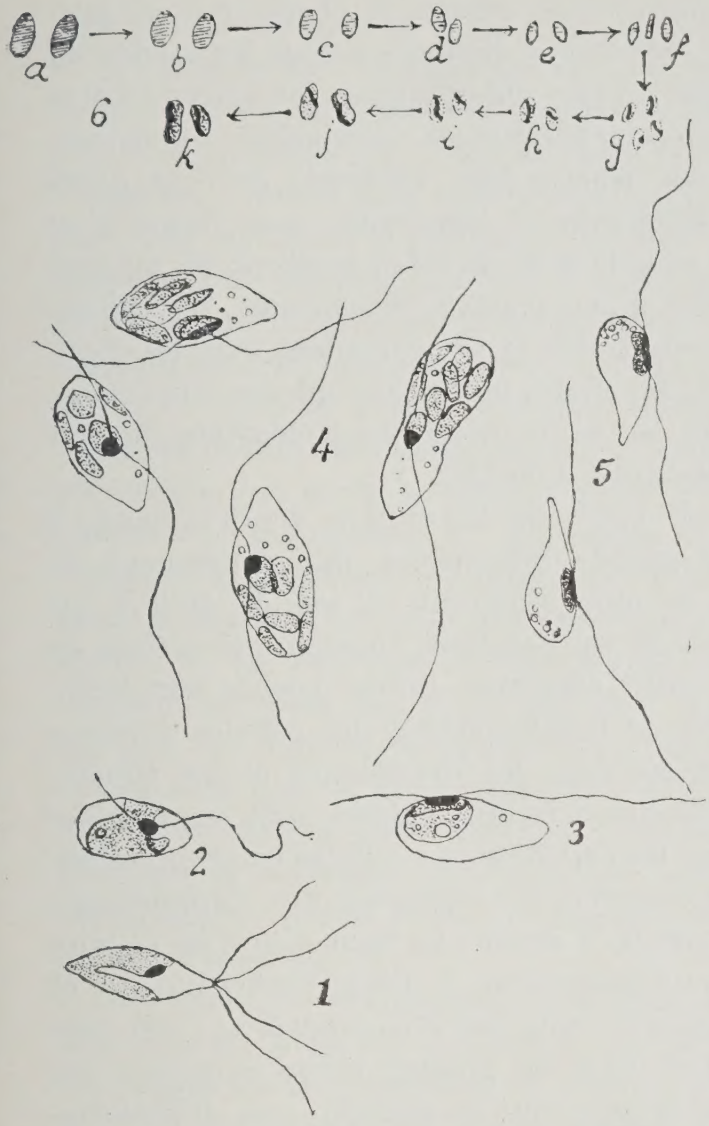


FIG. 73. — Stigma des zoospores et des gamètes des Chlorophycées et des Phéophycées (Les stigmas sont figurés en noir, les plastes en pointillé ou en hachures). — 1. Zoospore d'*Ulothrix zonata* (d'après KLEBS). — 2. Zoospore d'*Ectocarpus siliculosus* (d'après KUCKUCK). — 3. Zoospore d'*Ectocarpus* sp. (d'après KUCKUCK). —4. Zoospores d'*Ectocarpus globifer* (d'après KUCKUCK, *in* OLTMANNS, 1922). — 5. Spermatozoïdes de *Fucus serratus*. — 6. Evolution des plastes dans l'anthéridie de *Fucus serratus* : *a*, phéoplastes de l'anthéridie uninucléée ; *b* à *f*, régression des phéoplastes (diminution de taille et décoloration graduelle), au cours des stades à 2, 4, 8, 16 et 32 noyaux ; *g*, plastes au début du stade final, à 64 noyaux ; un filament orangé apparaît au niveau de chaque plaste presque décoloré ; *h* à *k*, évolution des plastes pendant la formation des spermatozoïdes (accroissement de taille, sécrétion de carotène au niveau du filament, qui grandit, mais aussi dans toute la masse du plaste). *k*, plaste du spermatozoïde mûr ; le filament de carotène (homologue du stigma des zoospores des Phéoporées) est mal distinct dans la masse, de teinte uniformément orangée, du plaste.

Il s'ensuit que l'évolution des plastes dans les divers représentants de la série végétale est conditionnée par le fait que la plante élabore sa chlorophylle *d'une manière continue ou discontinue.*

Lorsque l'élaboration est continue, comme cela arrive dans certaines Algues, les deux lignées de chondriosomes, plastes et chondriosomes proprement dits, sont toujours très nettement distincts à tous les stades du développement, les uns sous forme de gros chloroplastes, les autres à l'état de petits chondriosomes. Dans certaines Algues inférieures, les chloroplastes peuvent même revêtir des aspects bien différents de ceux qu'ils présentent chez les Végétaux supérieurs et apparaître sous forme d'un énorme et unique corps désigné sous le nom de *chromatophore*. Si, au contraire, la chlorophylle est élaborée d'une manière discontinue, les chloroplastes prennent l'aspect de chondriosomes et se confondent avec les chondriosomes proprement dits à tous les stades où la chlorophylle fait défaut, en sorte que la séparation entre les deux catégories d'éléments devient beaucoup plus difficile, sinon impossible à établir.

En même temps, on assiste, au cours de l'évolution des Végétaux, à une dispersion de plus en plus grande des plastes qui deviennent de plus en plus petits et de plus en plus nombreux ; il semble qu'il y ait là un avantage, car la multiplicité de ces organites augmente la surface de l'appareil chlorophyllien. Une autre condition influe encore sur l'évolution des plastes, c'est le degré de différenciation des cellules. Lorsque la différenciation est faible, comme dans les Bryophytes et les Rhodophycées, par exemple, les cellules, une fois différenciées, sont susceptibles de se *dédifférencier* et de prendre les caractères de cellules embryonnaires. Cette dédifférenciation est accompagnée d'une régression des chloroplastes. Au contraire, lorsque la différenciation a atteint un haut degré, les cellules différenciées ne reviennent plus normalement à l'état embryonnaire et ceci nous explique le cycle des plastes dans les Phanérogames, cycle tout différent de celui que l'on constate dans les groupes moins évolués ; chez les Phanérogames, en effet, les cellules ont, en général, une différenciation trop élevée pour pouvoir se dédifférencier ensuite et les chloroplastes, une fois formés, ne régressent plus.

Conditions déterminant la régression des chloroplastes.

Quelles sont maintenant les conditions physiologiques qui déterminent cette disparition de la chlorophylle et ce retour consécutif des chloroplastes à l'état de chondriosomes ? La lumière ne paraît pas avoir le rôle principal, car nous verrons plus loin que les Végétaux inférieurs peuvent former leur chlorophylle, même en l'absence de lumière. D'autre part, si l'on prive une Phanérogame de chlorophylle en la faisant germer à l'obscurité, elle forme tout de même des corpuscules de même dimension que les chloroplastes qui, au lieu de contenir de la chrorophylle, ne renferment que de la xanthophylle (Pensa, Guilliermond). Selon Emberger, la régression des plastes tiendrait à deux causes : 1°, *une prolifération très active des cellules*, par suite de laquelle ces dernières dépensent beaucoup d'énergie, brûlent tous les sucres qu'elles reçoivent et n'en condensent pas sous forme d'amidon: cas particulier de la loi en vertu de laquelle *toute cellule qui se divise ne*

secrète pas ; c'est le cas des cellules-mères des spores chez les Fougères et c'est sans doute pour la même raison que les plastes sont indifférenciés dans les méristèmes des Végétaux supérieurs. 2°, *le passage de la vie autotrophe à la vie hétérotrophe.* Ce passage a été aperçu dans de nombreux cas et a donné lieu à de très intéressantes observations. Il a été aperçu d'abord chez les Algues Flagellées. Celles-ci sont considérées comme les Algues les plus inférieures ; elles sont représentées par des types dont les uns sont colorés et les autres dépourvus de chlorophylle et il y a lieu de croire que les formes incolores dérivent des formes colorées (Pascher) ; certains types existent d'ailleurs que l'on pourrait essentiellement considérer comme intermédiaires : récemment, Volkonsky a démontré dans un Flagellé, le *Polytoma uvella*, la présence, en dehors des chondriosomes de type banal, d'un leucoplaste, unique par cellule, qui revêt la forme d'un fin réseau distribué dans tout le cytoplasme. Ce leucoplaste est cependant incapable de former de la chlorophylle, dans quelque condition qu'on le place. Cependant, il donne naissance en son sein à de véritables grains d'amidon. Mais on doit se demander ensuite si les Protistes à chlorophylle et pourvus d'un chromatophore représentent bien des types primitifs. En effet, dans les Cyanophycées, qui sont des Algues très primitives, comme le montre la structure de leur noyau ainsi que d'autres caractères, les plastes et les chondriosomes font totalement défaut. Pour expliquer cette absence de chondriome, on a supposé que la substance mitochondriale serait mélangée au cytoplasme qui effectivement paraît riche en lipoïdes (Guilliermond). Mais ce n'est là qu'une hypothèse (1).

On a réussi, par des procédés de culture spéciaux, à dépigmenter des formes telles que les Euglènes (Zumstein, Ternetz, Pascher) ; on a constaté, en ce cas, la disparition progressive des plastes sans qu'on ait pu savoir exactement ce qu'ils devenaient (2). L'étude des Phanérogames parasites, qui a fait l'objet de recherches inédites de Emberger et Mangenot, est intéressante à ce point de vue. L'analyse, faite par G. Bonnier, des échanges gazeux dans certaines plantes parasites pourvues de chloroplastes normaux, révèle qu'elles assimilent encore l'anhydride carbonique, mais avec moins d'intensité que les autres Phanérogames. Chez le *Limodorum*, Orchidée vivant dans l'humus des forêts, les échanges gazeux dus à la fonction chlorophyllienne ne dominent plus ceux, inverses, résultant de la respiration ; or l'aspect de cette plante est frappant : sa tige, ses feuilles, très rudimentaires, et ses fleurs sont

1. Cette hypothèse est fondée sur le fait que la couche corticale se colore fortement par les techniques mitochondriales et par la méthode de Dietrich, préconisée pour la détection des lipoïdes. Cependant les imprégnations osmiques de longue durée ne la noircissent pas.

2. Il semble ressortir des travaux de Zumstein, Ch. Ternetz et Pascher que la disparition des chloroplastes chez les Protistes comporte deux cas différents : d'une part, sous l'influence de procédés de culture spéciaux, les chloroplastes sont dépigmentés, mais restent visibles à l'état de très petits leucoplastes et se chargent, à nouveau, de chlorophylle, si les Algues sont rendues à leurs conditions naturelles ; — d'autre part, des individus dépigmentés peuvent naître de formes pigmentées par une division à laquelle le chloroplaste ne participe pas ; ces individus incolores sont donc *absolument* dépourvus de plastes et c'est pour désigner ces cas que Ch. Ternetz a créé le terme d'*apoplastidie*. Mais les formes apoplastidiques ont une vitalité très diminuée et paraissent vouées à la dégénérescence (Pascher).

colorées en violet ; cette teinte est due à des pigments anthocyaniques qui masquent une très faible coloration verte ; les cellules de la tige de *Limodorum* contiennent, en effet, de très petits chloroplastes .

Les *Orobanche* sont des Scrofulariaciées totalement parasites, dépourvues de chlorophylle et, partant, incapables d'assimiler ; la tige de ces plantes est colorée de diverses nuances variant, suivant les espèces, du brun-violacé au roux-clair ; l'étude microscopique montre que les plastes produisent surtout de l'amidon, mais encore, en certaines parties du végétal, du carotène et de la xanthophylle. Les plastes évoluent donc, dans une tige d'Orobanche, exactement comme dans les racines des Phanérogames vertes.

Les métamorphoses des plastes sont plus simplifiées dans la tige de *Monotropa*, Ericacée parasite des racines de divers arbres forestiers ; ici, on ne constate plus d'élaboration d'amidon que dans l'endoderme ; dans toutes les autres parties de la plante, les plastes restent à l'état de grains et de courts bâtonnets qu'il est impossible de distinguer des chondriosomes proprement dits.

Enfin chez *Cytinus Hypocistis*, plante méditerranéenne, vivant aux dépens des racines des Cistes, type des Rafflésiacées, dont tous les membres sont profondément adaptés à la vie parasitaire, le chondriome est totalement à l'état de mitochondries et de petits chondriocontes inactifs ; et il est impossible de faire la part de ce qui revient aux chondriosomes proprement dits et aux plastes inactifs.

Partant de ces faits, Emberger a émis l'hypothèse que les plastes résulteraient d'un dédoublement du chondriome, opéré au cours de l'évolution des Végétaux verts sous l'influence de la fonction chlorophyllienne, et qui disparaîtrait lorsque celle-ci se trouve supprimée. En ce cas, la régression que subissent les plastes sous l'influence de la vie hétérotrophe deviendrait définitive et l'on s'expliquerait ainsi pourquoi les Champignons, considérés comme dérivés des Algues, sont dépourvus de plastes. Mais il n'est pas certain que les Végétaux chlorophylliens aient précédé les Animaux et l'autotrophisme peut se manifester, sans le concours de la chlorophylle, comme dans les Bactéries nitriques. D'autre part, certains botanistes, tels que P. A. Dangeard, admettent que les Champignons et les Algues constituent deux rameaux détachés des Flagellés hétérotrophes : en ce cas, l'hétérotrophisme des Champignons serait donc primitif et non acquis. C'est pourquoi, il serait oiseux de discuter longuement cette question qui reste dans le domaine purement spéculatif ; en tous cas, l'évolution des plastes dans la série des Végétaux chlorophylliens ne nous renseigne aucunement sur le problème de la phylogénie des plastes et autres chondriosomes.

Caractères physiques, histochimiques et structure des plastes.

On envisagera successivement, d'une part les caractères physiques et histochimiques, d'autre part la structure des plastes dont l'évolution a été précisée au cours des précédents paragraphes.

Caractères physiques et histochimiques des plastes.

L'épiderme des feuilles et des fleurs d'*Iris germanica* a permis à Guilliermond, d'étudier *in vivo*, et avec beaucoup de précision, les caractères physiques et histochimiques des plastes.

On peut facilement détacher, à l'aide d'une aiguille lancéolée, un fragment de ces épidermes et l'observer sous le microscope dans une solution isotonique. Les cellules restent vivantes pendant un certain temps ; cependant, il n'est généralement pas possible de les préserver d'altérations rapides,

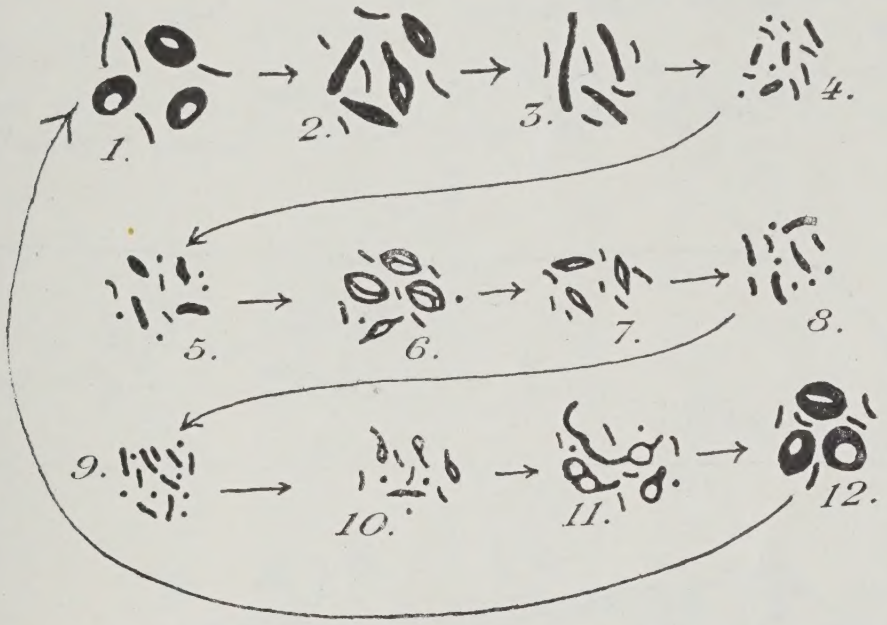


Fig. 74. — Rythme de l'activité des chondriosomes au cours du cycle vital d'une Fougère. — 1, Chondriome dans une cellule d'une feuille avec chloroplastes amylifères et autres chondriosomes. — 2, 3, L'activité sécrétoire des plastes se ralentit au cours de la formation des spores. — 4, Dans la cellule-mère des spores, les plastes, devenus inactifs, se confondent morphologiquement avec les autres chondriosomes. — 5, Dans la spore mûre, l'activité des plastes se réveille. — 6, Chloroplastes amylifères du prothalle. — 7, 8, Chondriome des éléments se transformant en cellules sexuelles ; l'activité des plastes se ralentit pour la deuxième fois. — 9, Chondriome homogène de l'œuf. — 10, Dans l'embryon, certains chondriosomes secrètent de l'amidon. — 11 et 12. L'embryon est développé en plante adulte ; 11, amyloplastes de la racine ; 12, chloroplastes de la feuille et retour au point de départ (d'après Emberger, 1922).

même en solution isotonique. Le liquide de Ringer, toutefois, permet de les conserver plus facilement. Par contre, les bractées membraneuses qui entourent les jeunes fleurs d'*Iris germanica*, se conservent très longtemps, sans présenter aucune altération ; elles sont protégées, en effet, par une cuticule très peu perméable, et sont suffisamment minces pour permettre d'observer, avec la plus grande netteté, par transparence, la structure de leurs cellules épidermiques, surtout dans les régions marginales. Dans les cellules de ces épidermes, qui sont très grosses, les leucoplastes se présentent sous forme de chondriocontes minces, très allongés, onduleux et parfois ramifiés. Ils ont une réfringence très faible, peu différente de celle du cytoplasme homogène dans lequel ils se trouvent (fig. 75, *1*). Cette

réfringence est la même que celle des chondriosomes ordinaires qui coexistent avec eux et qui sont représentés par des grains ou de courts bâtonnets. Les leucoplastes, comme les autres chondriosomes, sont lentement entraînés (fig. 75, *2*, *3*) par les courants cytoplasmiques et se déforment constamment au cours de leurs déplacements.

Un autre objet d'étude très favorable est l'épiderme des écailles du bulbe d'*Allium Cepa* qui se détache avec la plus grande facilité et que l'on

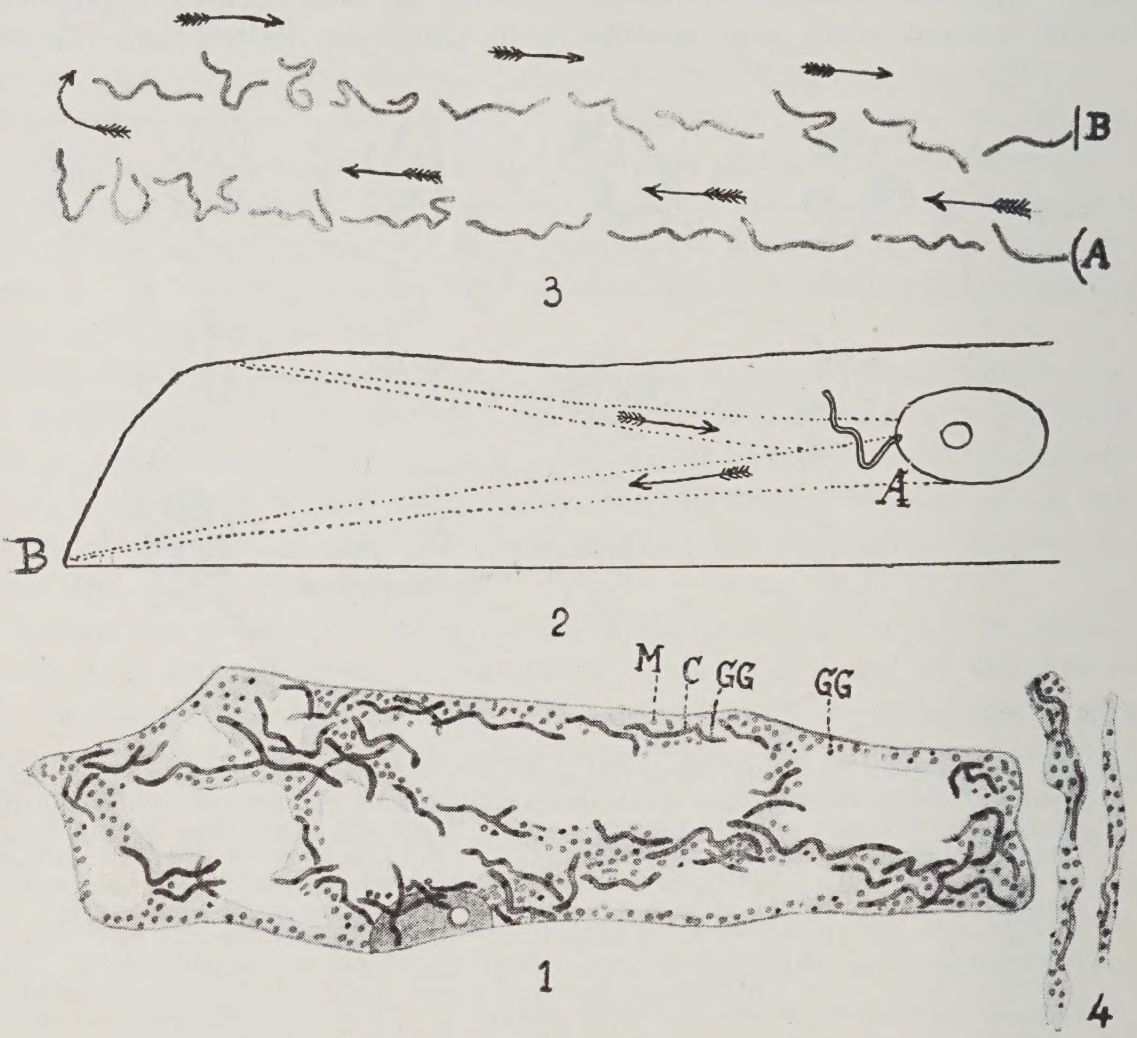


FIG. 75. — 1, Cellule épidermique des bractées d'*Iris germanica* (*in vivo*) ; C, leucoplastes ; M, mitochondries ; GG, granulations lipoïdiques élaborées par les leucoplastes. — 2, Schéma indiquant, par des traits pointillés et des flèches, le trajet parcouru, en quelques minutes, par un leucoplaste. — 3, A et B, diverses formes prises par ce leucoplaste au cours de son déplacement. — 4, Fragments de trabécules cytoplasmiques avec leucoplastes et mitochondries (d'après GUILLIERMOND, 1916).

peut conserver très longtemps dans le liquide de Ringer. Nous avons vu que, dans cet épiderme, les leucoplastes qui ne produisent jamais d'amidon, se présentent sous des formes très variées : grains ou bâtonnets légèrement plus gros que les chondriosomes, fuseaux, chondriocontes très allongés et souvent pourvus, sur leur trajet, de renflements pleins ou de vésicules (fig. 76 et 77). Ces vésicules, dont on ignore encore la signification, renferment, parfois, dans le liquide occupant leur intérieur, un petit granule lipoïdique agité de mouvements browniens. Elles ne résultent certainement pas d'une altération des

leucoplastes pendant l'observation, car elles se rencontrent dans des cellules parfaitement conservées, montrant des courants cytoplasmiques et se retrouvent constamment dans les préparations fixées et colorées (fig. 43). Ces éléments sont très lentement entraînés par les courants cytoplasmiques et leur déplacement est d'ailleurs très irrégulier. Ils peuvent rester longtemps immobiles, puis être, brusquement, entraînés par un courant rapide. Au cours de leurs déplacements, ces leucoplastes modifient constamment leurs formes.

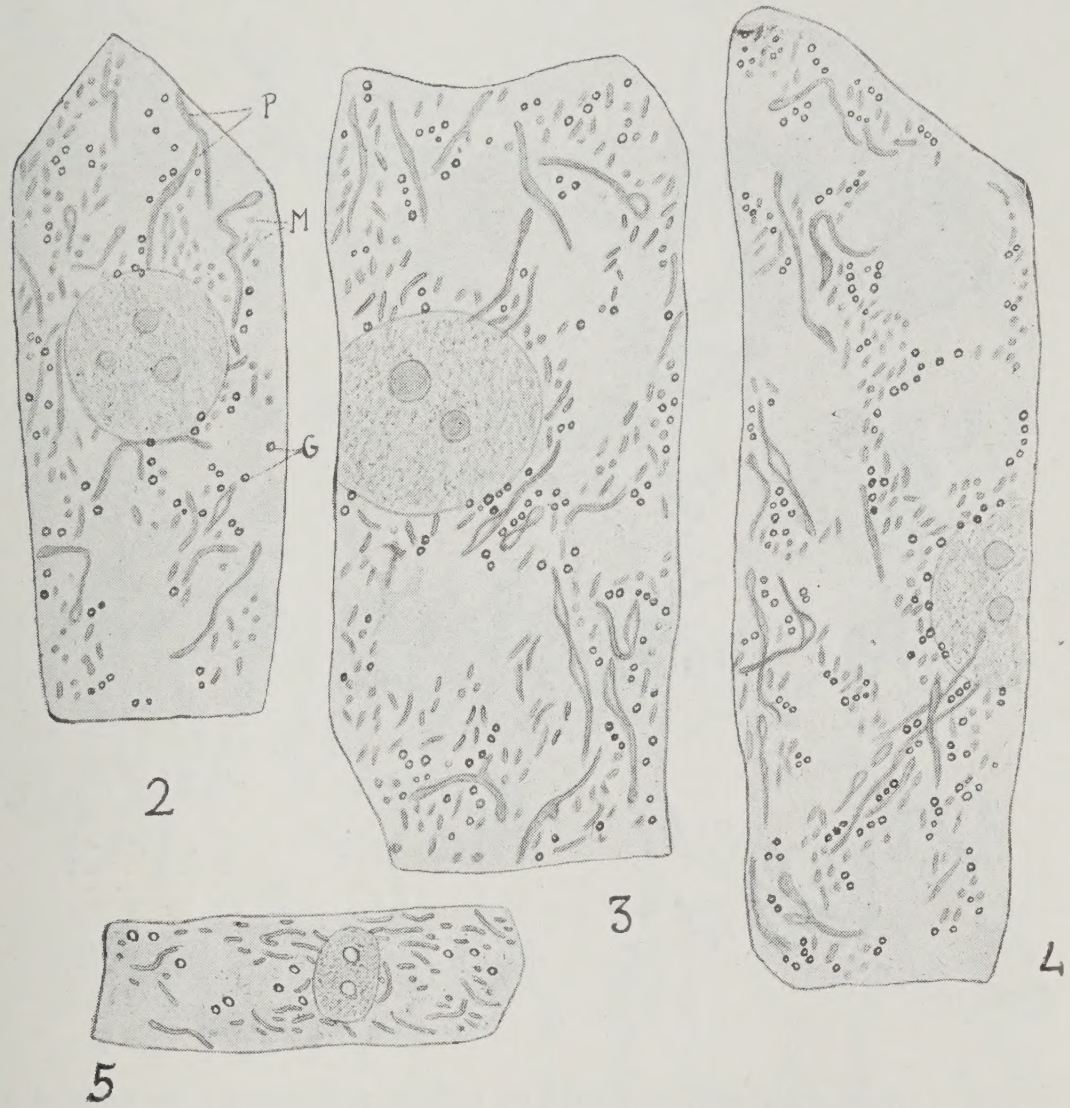


FIG. 76. — Cellules épidermiques des écailles du bulbe d'*Allium Cepa*. — P, leucoplastes ; M, chondriosomes ; G, granulations lipoïdiques (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1931).

GUILLIERMOND a pu suivre plusieurs fois, pendant le temps de 5 minutes à une demi-heure, le même leucoplaste et a constaté les variations incessantes de sa forme. C'est ainsi que le même leucoplaste en forme de chondrioconte peut s'allonger en s'étirant, ou se rétrécir en s'épaississant, former sur son trajet des renflements ou des vésicules qui disparaissent ensuite, passer de la forme rectiligne à la forme sinueuse, produire des rameaux qui lui donnent l'aspect de fourches ou de T, puis rétracter ses rameaux (fig. 78) ; un leucoplaste en forme de grain est susceptible, en quelques secondes, de prendre la

forme de fuseau ou de vésicule, etc... Jamais aucune fusion n'a été constatée entre les leucoplastes, même lorsque ceux-ci se rapprochent et s'enlacent. Par contre, de nombreuses divisions ont été observées : celles-ci s'effectuent d'une manière très irrégulière, partageant le leucoplaste en tronçons de longueurs inégales. EMBERGER a fait des constatations semblables pour les leucoplastes du tubercule d'Asphodèle (fig. 78). Ces modifications de formes, tout à fait semblables à celles décrites dans les chondriosomes des

FIG. 77. — Détail du chondriome dans les cellules épidermiques du bulbe d'*Allium Cepa* (*in vivo*). P, leucoplastes ; M, chondriosomes ; Gg, granulations lipoïdiques (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1931).

Saprolégniacées, montrent que les leucoplastes sont constitués, comme les chondriosomes, par une substance semi-fluide et très plastique, qui se déforme constamment sous l'influence des courants cytoplasmiques et des obstacles qu'elle rencontre sur son trajet. Ces déformations sont peut être dues aussi à des changements de tension superficielle.

Comme les chondriosomes, les leucoplastes ne sont pas visibles ordinairement à l'ultramicroscope, sauf dans des cas particulièrement favorables où ils apparaissent optiquement vides, avec un contour seulement très faiblement lumineux (GUILLIERMOND). Lorsqu'on centrifuge la cellule, ils

conservent généralement leur situation, sauf lorsqu'ils renferment de l'amidon, qui, plus lourd que le cytoplasme, les entraîne d'un côté de la

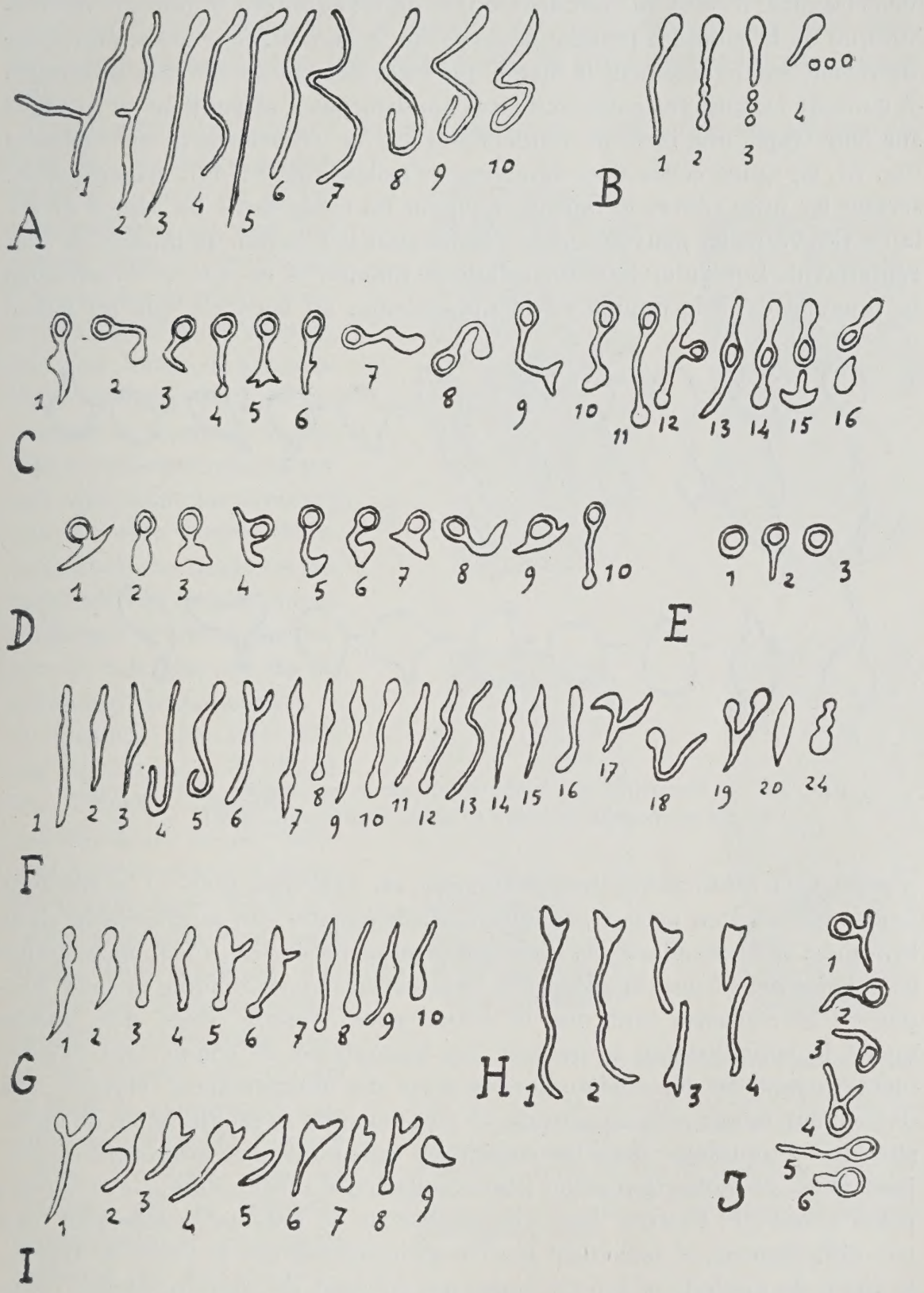


Fig. 78. — Variabilité de formes des plastes dans les cellules épidermiques des écailles du bulbe d'*Allium Cepa*. — A, Diverses formes présentées par un même plaste pendant une dizaine de minutes. — B à J, *Id.* Dans les fig. B. C et H, on observe la fragmentation de leucoplastes (d'après Guilliermond, 1931).

cellule (Milovidov ; fig. 80). Ils se comportent donc, à ce point de vue, comme les chondriosomes ordinaires et, comme ces organites, paraissent

avoir un poids spécifique sensiblement semblable à celui du cytoplasme.

Les leucoplastes sont, comme les chondriosomes proprement dits, extrêmement fragiles ; il suffit du moindre trouble dans l'équilibre osmotique des cellules, ou de la moindre pression exercée sur la lamelle, pour les altérer. Leur altération est exactement la même que celle des chondriosomes ordinaires et consiste en une vésiculisation : les chondriocontes se gonflent et forment sur leur trajet une série de renflements qui se transforment en vésicules (fig. 81, G) ; puis celles-ci se détachent, s'isolent (fig. 81, H), grossissent et, serrées les unes contre les autres, donnent au cytoplasme un aspect alvéolaire. Ces vésicules peuvent même éclater sous la pression du liquide qu'elles renferment. Lorsqu'on lèse une cellule de manière à ce que le cytoplasme se répande dans le liquide de la préparation, on constate que les leucoplastes se transforment immédiatement en vésicules dont la paroi finit par se résoudre en petites granulations réfringentes qui se dispersent dans le liquide. Les leucoplastes se vésiculisent immédiatement, lorsqu'on examine les cellules dans l'eau (fig. 81 et 82). Les solutions hypertoniques ne modifient pas les leucoplastes tant que la cellule reste vivante, mais, dès qu'elle meurt, la vésiculisation se produit. Les leucoplastes se comportent exactement comme les chondriosomes vis-à-vis des températures élevées : ils deviennent moins nets à partir de 45-50°, par suite de modification de viscosité du cytoplasme, mais persistent en subissant des altérations (gonflement et vésiculisation jusqu'à la coagulation du protoplasme, c'est-à-dire jusqu'à 60°-70°, Famin). Les leucoplastes ne se colorent vitalement que très difficilement, et seulement par les colorants tels que le violet de Dahlia, le violet de méthyle et le vert Janus qui colorent les chondriosomes. Cette coloration s'effectue dans les cellules encore vivantes, mais est rapidement suivie de la mort de celles-ci. On peut donc la qualifier, comme celle des chondriosomes, de subléthale. Elle est un peu plus difficile à obtenir que celle des chondriosomes proprement dits avec le vert Janus ; elle réussit plus facilement avec les violets de Dahlia et de méthyle.

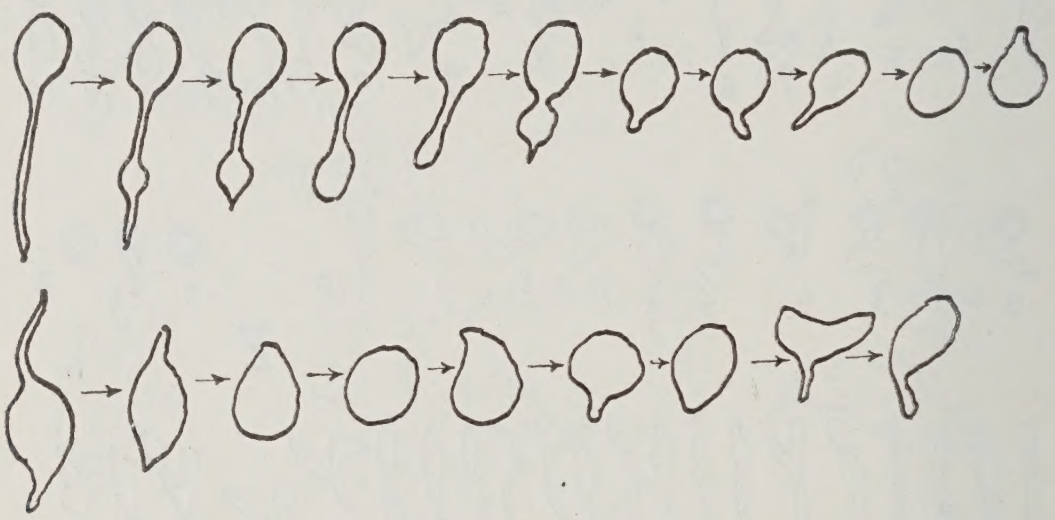


Fig. 79. — Variations de forme d'un même leucoplaste dans le bulbe d'*Asphodelus cerasifer* (d'après Emberger, 1926).

Comme les autres chondriosomes, les leucoplastes se conservent et jaunissent dans le réactif iodo-ioduré. Ils se conservent également dans les solutions d'acide osmique, et ce réactif n'est pas réduit par eux, sauf après une action prolongée dans une étuve à 40°, ou après traitement par le pyrogallol.

Les leucoplastes, comme les chondriosomes, sont fortement altérés par tous les fixateurs renfermant de l'alcool ou de l'acide acétique et, une fois colorés, dans le cytoplasme d'apparence granulo-alvéolaire, ne se retrouvent plus, que sous forme de granulations confuses, qu'il est impossible de reconnaître. L'acide trichloracétique ne paraît cependant pas avoir sur eux d'action nocive (Mascré). Seuls, les fixateurs mitochondriaux les conservent (mélanges d'acides chromique et osmique, ou de bichromate de potassium et de formol). Une fois fixés par ces méthodes, ils offrent les mêmes caractères de coloration que les chondriosomes ordinaires ; l'hématoxyline ferrique (fig. 81, A), la fuchsine acide et le violet cristal leur confèrent une coloration intense grâce à laquelle ils ressortent, avec la plus grande netteté, sur le fond de cytoplasme coagulé en un nuage à peine teinté. On peut aussi les colorer, par la méthode d'imprégnation argentique indiquée par Alvarado.

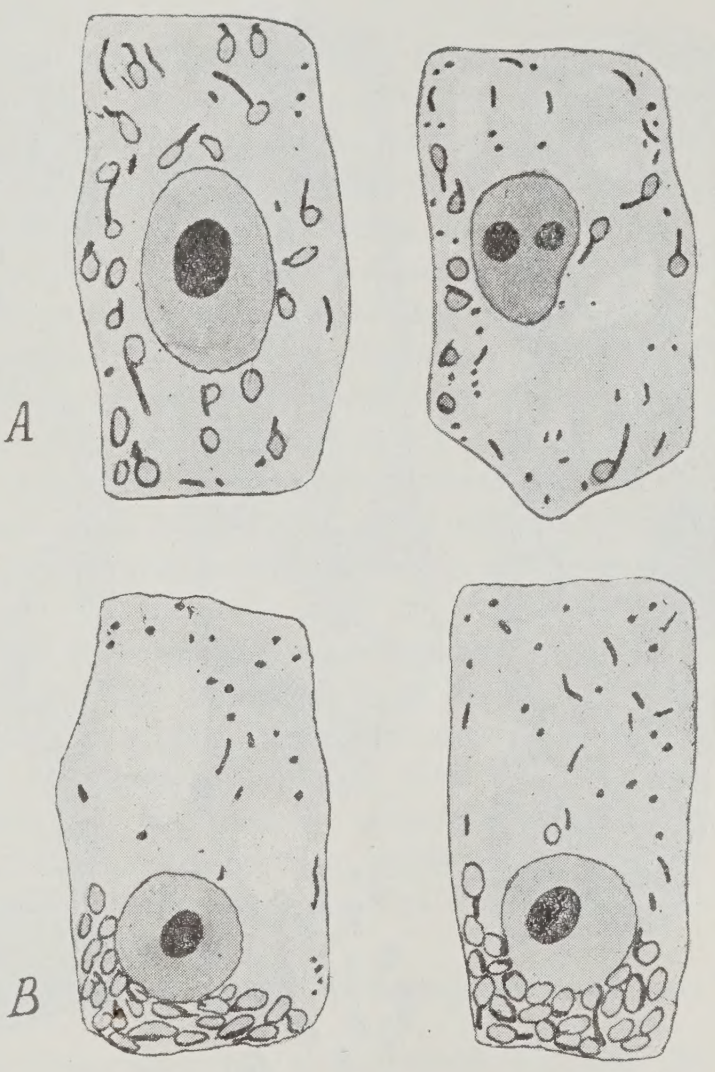


Fig. 80. — Cellules du tubercule de *Ficaria ranunculoides*. — A, avant centrifugation ; les chondriosomes, dont certains élaborent de l'amidon, sont uniformément répartis dans le cytoplasma. — B, après centrifugation ; le noyau et les chondriosomes amylifères sont repoussés d'un côté de la cellule ; les chondriosomes dépourvus d'amidon restent dispersés dans le cytoplasme (d'après Milovidov, 1928).

L'étude comparative très précise de fragments d'épiderme observés sur le vivant, et après fixation et coloration par les techniques mitochondriales, a permis de démontrer que ces méthodes conservent avec la plus grande fidélité les leucoplastes et les autres chondriosomes dans la forme qu'ils possédaient sur le vivant (fig. 81, A, B, C).

L'ensemble de ces caractères histochimiques des leucoplastes, caractères

exactement les mêmes que ceux des chondriosomes ordinaires, démontrent que les plastes sont, comme ces derniers, très riches en lipoïdes. On a pu réussir, d'autre part, sur les leucoplastes, comme sur les chondriosomes proprement dits, toutes les réactions des protéides et cela indique à l'évidence que ces deux catégories d'organites ont la même constitution lipoprotéique (Milovidov).

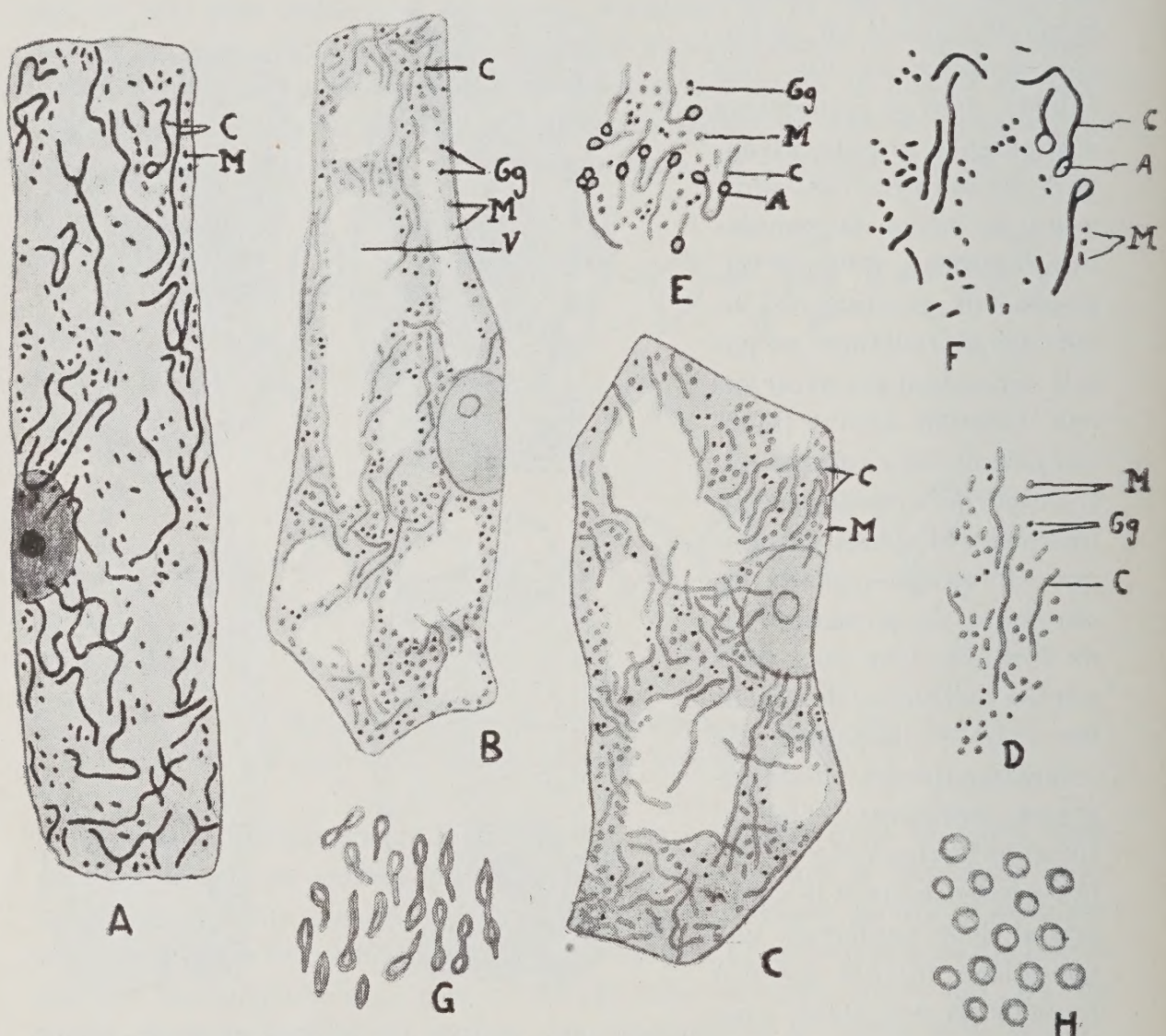


Fig. 81. — Cellules épidermiques des feuilles d'*Iris germanica*. — A, fixées par la méthode de Regaud et colorées à l'hématoxyline ferrique. — B et C, *in vivo*. — C, leucoplastes ; M, chondriosomes ; Gg, granulations lipoïdiques. — E, territoire cytoplasmique dans lequel les leucoplastes élaborent de petits grains d'amidon. — F, région similaire après traitement par la méthode de Regaud et coloration à l'hématoxyline au fer. — G et H, stades successifs d'altération (vésiculisation des leucoplastes, *in vivo*) (d'après Guilliermond, 1919).

Les chromoplastes offrent les mêmes caractères que les leucoplastes. Par contre, *les chloroplastes* diffèrent assez sensiblement des autres plastes, par leur résistance plus grande vis-à-vis des actions osmotiques et des fixateurs. Si l'on fixe, par exemple, un bourgeon d'*Elodea canadensis* par un mélange renfermant de l'acide acétique ou de l'alcool, puis le colore par l'hématoxyline ferrique, on constate que, dans les cellules du méris-

tème de la tige et des plus jeunes ébauches foliaires, les leucoplastes, de même que les chondriosomes ordinaires, ont complètement disparu. Au contraire, dans les ébauches foliaires, où la chlorophylle commence à apparaître, les chondriocontes en voie de se transformer en chloroplastes, et déjà imprégnés de chlorophylle, sont conservés et fortement colorés. Mais ils n'apparaissent plus homogènes comme avec les méthodes mitochondriales : ils montrent une structure alvéolaire ou granuleuse qui est certainement un effet de la fixation.

Pensa a montré, en outre, que la méthode de Golgi (imprégnation par le nitrate d'argent de coupes, faites à la main, d'un tissu vivant, suivie du traitement par un mélange d'hydroquinone, sulfite de soude et formol) colore en noir intense tous les plastes qui renfermaient de la chlorophylle, même lorsqu'ils sont encore à l'état de chondriocontes, mais n'a aucune action, ni sur les plastes incolores, ni sur les autres chondriosomes. Guilliermond a établi récemment que cette coloration est due, en réalité, aux propriétés réductrices des chloroplastes, mises en évidence par Molisch. Les chloroplastes ont, en effet, la propriété de réduire instantanément le nitrate d'argent lorsqu'on les traite par une solution à 1 % de ce sel, et l'intervention d'un bain de réducteur est donc absolument inutile (1). Cette propriété est indépendante de la lumière et n'est en relation, ni avec la chlorophylle pure, ni avec les pigments carotinoïdes, car elle ne se produit que dans les tissus vivants. On ignore la cause de cette réduction ; Molisch a émis l'hypothèse qu'elle pourrait être due à la présence d'aldéhydes dans les chloroplastes. Il est plus vraisemblable qu'elle ne repose pas sur la présence d'une substance chimique déterminée, mais bien plutôt sur la réalisation, au niveau du chloroplaste vivant, d'un état physico-chimique déterminé, caractérisé par un pouvoir réducteur élevé. Cette propriété réductrice qui, sans doute, présente une signification physiologique essentielle, distingue les chloroplastes de tous les autres plastes et des chondriosomes proprement dits (2).

D'autre part, les chloroplastes sont, en général, beaucoup plus résistants

1. La réussite de la méthode de Pensa repose donc sur un principe tout autre que celui sur lequel repose la méthode d'Alvarado où l'intervention d'un révélateur est indispensable ; dans la méthode de Pensa, en effet, la réduction est opérée par le chloroplaste lui-même.

2. Cette propriété a été utilisée avec succès, par Ruhland et Wetzel (1924), pour mettre en évidence l'existence de chloroplastes minuscules, et cependant pourvus de chlorophylle, dans la cellule générative du pollen de *Narcissus*, *Crocus* et *Lupinus* ; ce résultat a, d'ailleurs, été confirmé par la mise en évidence de ces plastes au moyen du microscope à fluorescence de Zeiss : la chlorophylle qu'ils élaborent leur confère alors, en effet, une fluorescence rouge. Mais fluorescence et pouvoir de réduire le nitrate d'argent disparaissent simultanément au moment de la germination du grain de pollen, en même temps que les plastes deviennent filamenteux ; il se produit évidemment, à ce stade, un retour des plastes, à l'état de chondriocontes, corrélatif d'une disparition de la chlorophylle, phénomène très fréquent et dont on trouvera, ci-dessus la description détaillée. Aussi comprend-on difficilement que Jaretzky, dans la récente édition allemande du Traité de Sharp, aperçoive, dans ces observations, intéressantes, mais n'apportant rien d'essentiellement nouveau, de Ruhland et Wetzel, la preuve définitive de la séparation à établir entre plastes et chondriome. Les quelques pages — cinq, en tout, sur les cinq cents pages que compte l'ouvrage — consacrées par Jaretzky au chondriome dénotent, d'ailleurs, de la part de cet auteur, une complète ignorance du développement et de l'état actuel de cette question (Cf. Guilliermond, 1932).

vis-à-vis des actions osmotiques et leur cavulation ne peut être obtenue qu'après un séjour prolongé dans l'eau (Guilliermond, Beauverie). Toutefois, les plastes chlorophylliens de nombreuses Algues, notamment de beaucoup d'Algues rouges (*Ceramium*, etc..., Mangenot), et même les chromatophores des Spirogyres, sont assez altérables pour être transformés en vésicules sous des influences relativement très légères ; c'est là un indice très frappant de leur parenté avec les autres chondriosomes.

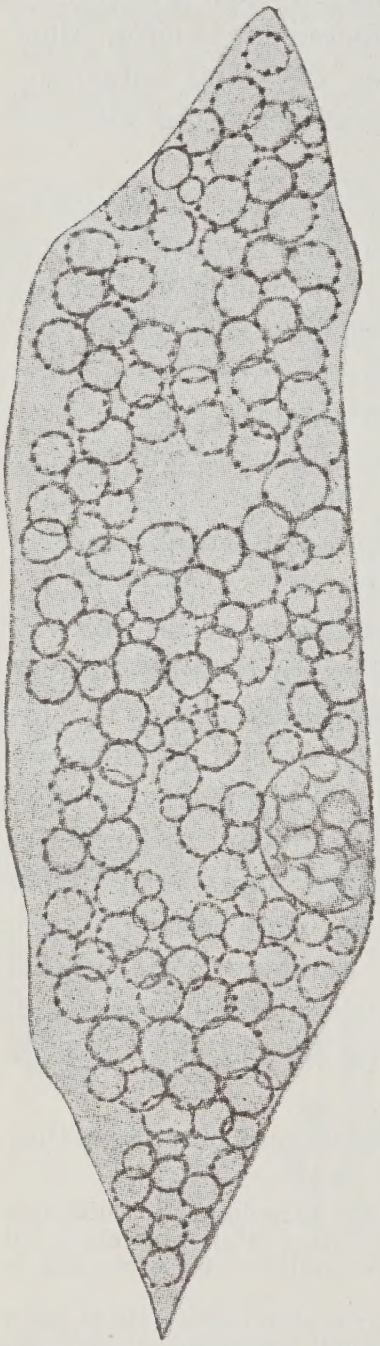


Fig. 82. — Cellule épidermique d'un pétale de Tulipe dont les leucoplastes ont été transformés, par l'eau pure, en grosses vésicules (d'après Guilliermond, 1919).

Enfin, les chloroplastes paraissent plus lourds que le cytoplasme et semblent entraînés par la force centrifuge ; c'est au moins ce que l'on constate pour le « chromatophore » des Spirogyres (Schmidt, Clément).

On peut donc conclure que les chloroplastes acquièrent une résistance plus grande que les leucoplastes dont ils dérivent, et des modifications physico-chimiques qui coïncident avec la production de la chlorophylle.

De tous les faits que nous venons d'exposer, on voit donc que, les chloroplastes mis à part, les plastes ne diffèrent des chondriosomes, ni par leurs caractères morphologiques, ni par leurs caractères histochimiques. Comme les chondriosomes, ils sont constitués par un complexe lipoprotéique et l'on ne peut les distinguer des chondriosomes que par leur fonction spéciale.

On a fait (Guilliermond, N. H. Cowdry, Mangenot et Emberger, Noel) des comparaisons très précises entre les chondriosomes des cellules animales et les leucoplastes des cellules végétales (fig. 83 et 84). N. H. Cowdry a dessiné à un très fort grossissement, côte à côte, d'une part les chondriosomes ordinaires et les chondriosomes de la variété élaboratrice (*leucoplastes*) du méristème de la racine de Pois, de l'autre, les chondriosomes des cellules pancréatiques de la Souris. Il a obtenu des figures impressionnantes par l'identité de leurs formes (fig. 83). Le même auteur a étudié comparativement le comportement du chondriome (chondriosomes ordinaires et chondriosomes amylogènes) de la racine de Pois et celui des chondriosomes du pancréas de la Souris, vis-à-vis des agents physico-chimiques et des fixateurs, et n'a pu constater aucune différence entre ces divers éléments. Les mêmes résultats ont été obtenus par Guilliermond dans un examen com-

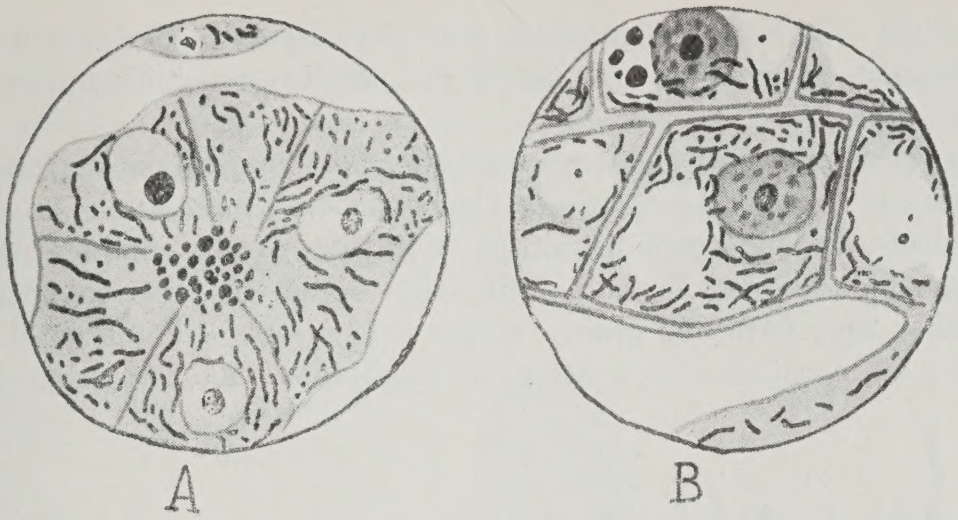


FIG. 83. — A. Chondriome des cellules pancréatiques de la Souris. — B. Chondriome des cellules méristématiques d'une racine de Pois (Méthode de Regaud ; d'après N. H. COWDRY, 1917).

FIG. 84. — 1, 2, 3, 4, cellules différenciées du parenchyme incolore de la racine d'une Fougère, *Athyrium Filix-femina*. — 5, 6, cellules hépatiques de Grenouille (méthode de Regaud ; d'après MANGENOT et EMBERGER, 1919).

paratif (fig. 85) de chondriosomes d'un *Saprolegnia* et des chondriosomes ordinaires et appartenant à la lignée élaboratrice de l'épiderme de Tulipe (variété blanche).

Dans le *Saprolegnia*, où il n'existe que des chondriosomes proprement dits, ceux-ci se présentent presque exclusivement, comme nous l'avons vu, sous forme de longs chondriocontes onduleux, parfois ramifiés. Dans les cellules épidermiques de Tulipe, il existe, à la fois, des chondriosomes ordinaires sous forme de grains, et des leucoplastes à l'état de chondriocontes ; ces derniers sont tout à fait semblables aux chondriocontes de

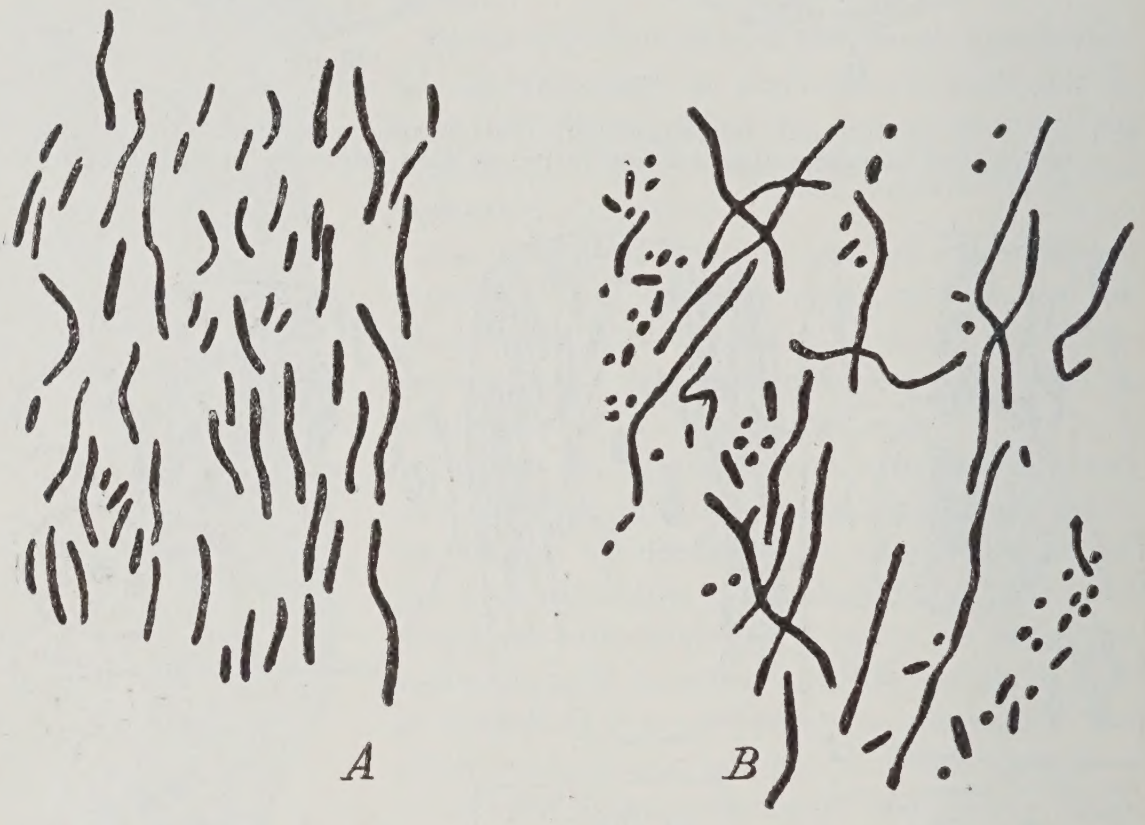


FIG. 85. — A. Chondriome de *Saprolegnia* sp. — B. Chondriome de Tulipe, observé à un fort grossissement (méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1924).

Saprolegnia. Tous ces éléments, chondriocontes du *Saprolegnia*, mitochondries et leucoplastes de la Tulipe, ont la même réfringence, présentent les mêmes altérations, et se comportent exactement de même vis-à-vis des actions physicochimiques, des fixateurs et des colorants (fig. 85).

D'autre part, GUILLIERMOND s'est attaché à suivre séparément, avec la plus grande minutie, l'évolution des chondriosomes ordinaires et des plastes dans le bourgeon d'*Elodea canadensis* (fig. 87), ainsi que dans la racine de Courge, où comme on l'a vu, ces deux catégories d'éléments présentent souvent, à un même stade de développement, des formes différentes qui permettent de les distinguer (fig. 88 et 89), et il les a comparés avec les chondriosomes de *Pustularia vesiculosa* (fig. 88), *Psalliota campestris* (fig. 89) et des cellules hépatiques de Grenouille (fig. 88 et 89) et de Souris (fig. 87). Il a montré que les plastes ont exactement les mêmes formes que les autres chondriosomes et que, si les chondriosomes ordinaires et les

leucoplastes de ces plantes peuvent se distinguer, par leur aspect, à un stade déterminé du développement, ils présentent les mêmes formes, quand on les examine pendant tout le développement. Les leucoplastes ressemblent même davantage, par leur forme de longs chondriocontes, aux chondriosomes de *Psalliota* et des foies de Grenouille et de Souris, que les chondriosomes proprement dits ; ils sont, cependant, parfois un peu plus gros que les leucoplastes. On voit donc que, chez les Végétaux chlorophylliens, les

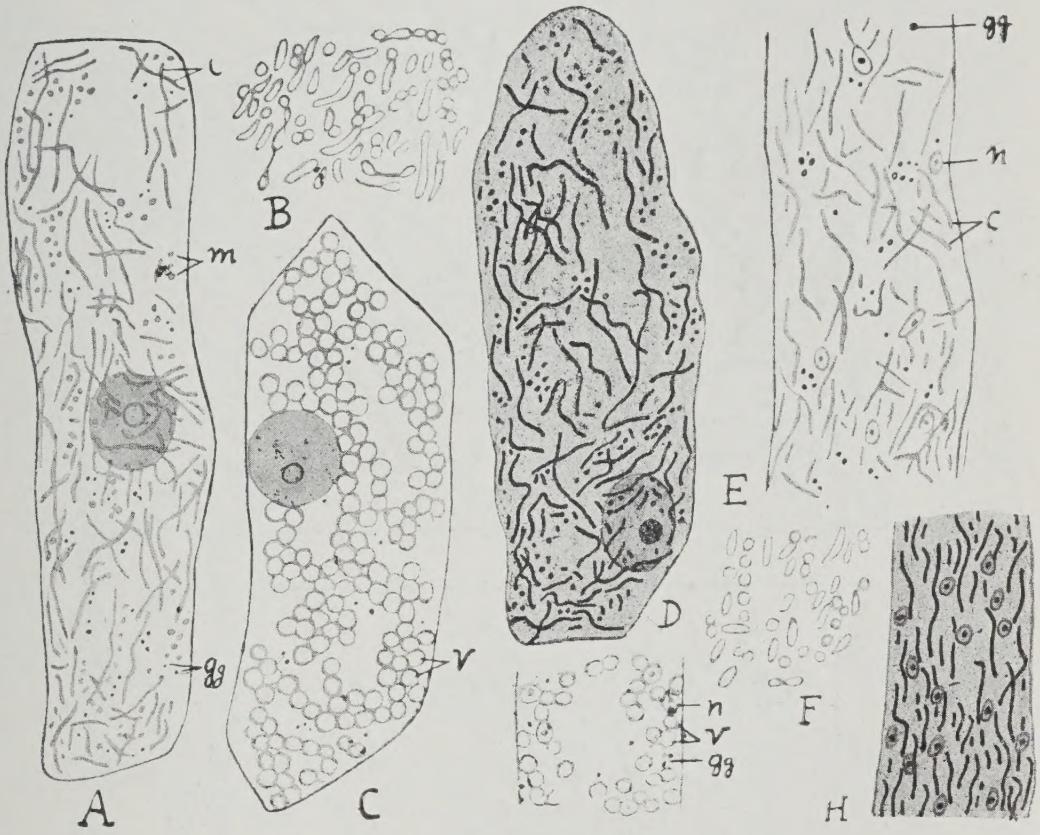


FIG. 86. — A. Cellule épidermique d'un pétale de Tulipe (*in vivo*) ; *c*, chondriocontes (leucoplastes) ; *m*, mitochondries (chondriosomes ordinaires) ; *gg*, granulations lipoïdiques. — B. Début de l'altération (cavulation) des leucoplastes et des autres chondriosomes. — C. Tous les éléments du chondriome sont transformés en vésicules. — D. Cellule du même épiderme, après traitement par la méthode de Regaud. — E. Siphon de *Saprolegnia* (*in vivo*) ; *n*, noyau ; *c*, chondriocontes ; *gg*, granulations lipoïdiques. — F. Début de l'altération des chondriosomes de *Saprolegnia*. — G. Tous les éléments du chondriome sont transformés en vésicules. — H. Siphon du même *Saprolegnia* traité par la méthode de Regaud (d'après GUILLIERMOND, 1920).

plastes et les chondriosomes proprement dits répondent, les uns et les autres, à la définition des chondriosomes.

C'est pourquoi, contrairement à l'opinion de certains auteurs (SAPEHINE, A. MEYER, SCHERRER, RUDOLPH, NOACK), il est impossible de ne pas considérer ces deux catégories d'organites, plastes et chondriosomes ordinaires, cependant distinctes et sans aucun lien génétique, comme extrêmement voisines l'une de l'autre, et l'on se trouve conduit à envisager les plastes comme représentant *une catégorie supplémentaire de chondriosomes*, ne se rencontrant que dans les Végétaux chlorophylliens et en relation avec la photosynthèse. On doit cependant admettre qu'il existe une différence d'ordre

chimique entre les chondriosomes ordinaires et les plastes, sans quoi on n'expliquerait pas le rôle si spécial de ces derniers ; mais cette différence, trop subtile, échappe à notre analyse histochimique. Il est possible, d'ailleurs, qu'elle consiste exclusivement en une différence dans la constitution minérale de ces deux catégories d'éléments, et que certains constituants

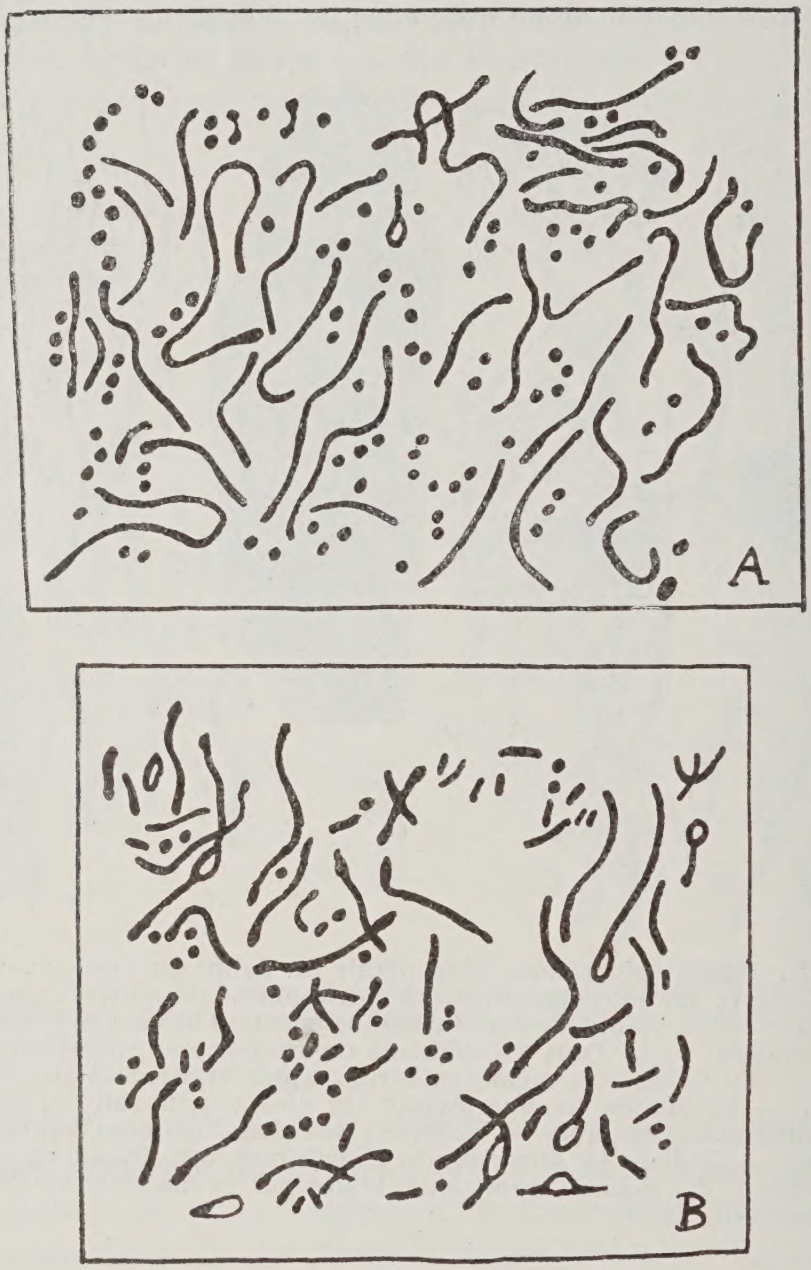


Fig. 87. — A. Chondriome des cellules d'une feuille jeune d'*Elodea canadensis*. — B. Chondriome des cellules du foie de la Souris (méthode de Regaud ; d'après Guilliermond, 1900).

minéraux, se trouvant dans le substratum lipoprotéique des plastes, agissent comme catalyseurs dans la formation de la chlorophylle et de l'amidon.

Il y a donc lieu de supposer, d'ailleurs, comme nous le verrons plus loin, que ces deux catégories de chondriosomes ont, l'une et l'autre, une même fonction générale, dont celle que manifestent les plastes n'est qu'un cas particulier.

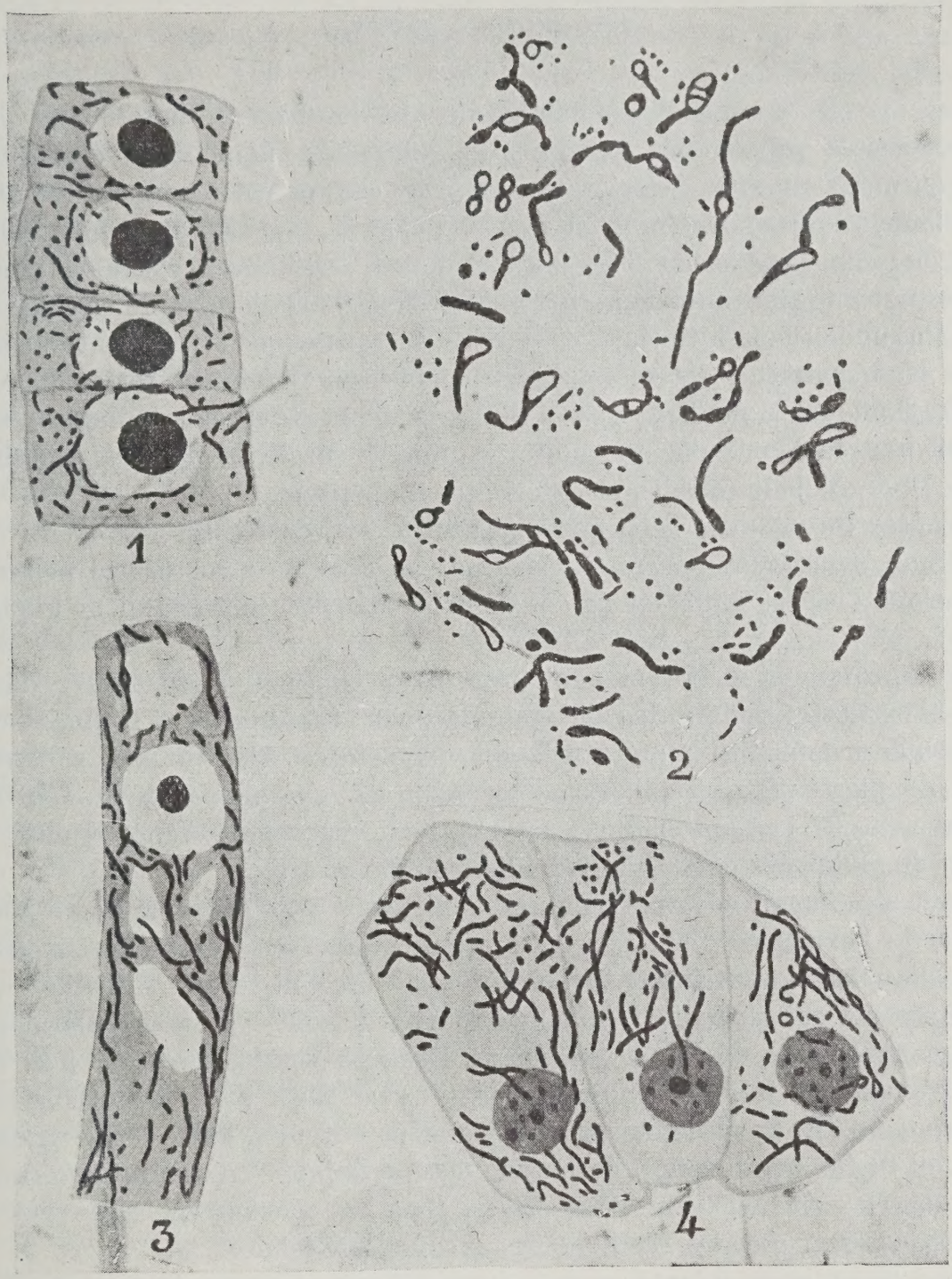


FIG. 88. — 1, Cellules du méristème d'une racine de Courge. Le chondriome est constitué par des chondriocontes, de courts bâtonnets et des grains. — 2, Chondriome de cellules du parenchyme cortical de la même racine : les chondriocontes se sont épaissis et ont une tendance à se segmenter : ils élaborent des grains d'amidon composés. Les mitochondries et les courts bâtonnets conservent leurs formes primitives. — 3, Chondriome d'un jeune asque de *Pustularia vesiculosa*. — 4. Chondriome des cellules hépatiques de la Grenouille. On constate que le chondriome de *P. vesiculosa* et celui du foie de Grenouille sont absolument semblables à celui de la racine de Courge. (Grossissement: 1.500. Méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1920.)

Structure des plastes.

Les anciens cytologistes admettaient que les plastes, notamment les chloroplastes qui sont les plus gros, ne sont point homogènes, mais possèdent une structure. Selon Schwartz, les chloroplastes seraient formés de filaments juxtaposés, non enroulés en pelotons, mais simplement accolés plus ou moins parallèlement les uns aux autres. Ces filaments seraient constitués par une substance hypothétique, désignée sous le nom de *chloroplastine*, insoluble dans les alcalis et dans le suc gastrique. Ils présenteraient, dans leur épaisseur, des globules réfringents qui retiennent fortement la chlorophylle et se gonflent dans l'eau. Les filaments de chloroplastine seraient unis entre eux par une substance fondamentale, la *métaxine*, soluble dans l'eau, dans les alcalis, et digérée par la pepsine.

D'après Pringseim, Tschirch et Chodat, les chloroplastes seraient, au contraire, constitués par un substratum incolore, de structure alvéolaire, rappelant l'aspect d'une éponge et dont les alvéoles contiendraient le pigment.

W. Schimper et A. Meyer admettent que la chlorophylle se trouve, dans les chloroplastes, sous forme de grains à peine discernables, à la limite de la visibilité, donnant l'impression que le pigment est diffus dans le substratum du plaste. Il en serait de même pour les chromoplastes, quand ils renferment de la xantophylle ; par contre, le carotène serait toujours à l'état de grains nettement individualisés ou de cristaux.

Tout récemment encore, C. Zirkle a cherché à démontrer dans les chloroplastes l'existence d'une structure assez compliquée. D'après ce savant, les chloroplastes seraient formés d'une sorte d'écran coloré constitué par un hydrogel chlorophyllien, englobant une « vacuole » centrale renfermant un suc riche en protéides et en sucres. L'écorce serait traversée par de fins canalicules faisant communiquer la « vacuole » avec le cytoplasme environnant. Enfin, les chloroplastes seraient entourés d'une mince gaîne plus ou moins permanente, de nature cytoplasmique. L'amidon se formerait dans la « vacuole » du chloroplaste. Mais ces conclusions sont tout à fait hypothétiques et ne reposent sur aucune base solide.

Pour des raisons indirectes, les physiologistes tendent plutôt actuellement à admettre que les chloroplastes seraient homogènes et que la chlorophylle se trouverait à l'état colloïdal et intimement associée aux colloïdes du substratum lipoprotéique.

Cette opinion est basée sur un certain nombre de faits. C'est ainsi que, lorsqu'on examine comparativement, au spectroscope, une solution alcoolique de chlorophylle et une feuille vivante, on constate que les bandes d'absorption n'occupent pas exactement la même place dans les deux cas : dans la feuille, elles se trouvent décalées vers le rouge (Hagenbach).

En diluant avec de l'eau une solution alcoolique de chlorophylle et en

y ajoutant une petite quantité d'un sel neutre, on peut obtenir une solution colloïdale de chlorophylle. Or, en examinant comparativement le spectre de cette solution avec celui d'une solution alcoolique, Iwanowski et Lubimenko ont constaté que celui-ci devient identique à celui d'une feuille vivante. Ceci a donc conduit à admettre que la chlorophylle serait à l'état colloïdal dans le chloroplaste (Iwanowski, Lubimenko, Willstätter, Herlitska).

D'autre part, on sait depuis longtemps que les solutions de chlorophylle se détruisent rapidement, à la lumière, en présence de l'oxygène de l'air. Cette décoloration est due à une oxydation de la chlorophylle. La chlorophylle des plastes,au contraire,semble avoir une grande stabilité. Iwanowski a attribué cette stabilité à l'état colloïdal du pigment dans le chloroplaste. Il a été constaté, en effet, qu'une solution colloïdale de chlorophylle est beaucoup plus résistante à la lumière qu'une solution vraie. Toutefois, même en solution colloïdale, la chlorophylle est plus vite décomposée à la lumière que dans les tissus vivants. Aussi, Wurmser a-t-il supposé que cette stabilité pouvait résulter de l'union du pigment avec les colloïdes constituant la substance propre du plaste. Dans le but de vérifier cette hypothèse, ce savant a ajouté, à des solutions colloïdales de chlorophylle, des quantités déterminées d'autres colloïdes : protéides (gélatine, caséine, albumine) et gomme arabique. Conformément aux prévisions, les solutions de chlorophylle ainsi traitées furent protégées contre l'action décolorante de la lumière. Wurmser en conclut que les granules des colloïdes protecteurs adhèrent intimement à ceux de la chlorophylle et constituent, autour de chacun de ces derniers, une enveloppe arrêtant l'oxygène. D'autre part, on a pensé, comme nous le verrons plus loin, que le pigment pouvait être combiné avec le substratum du plaste, soit avec les protéides (Lubimenko) soit avec les lécithines (Stoklasa).

Ceci a donc amené à admettre que la chlorophylle doit être uniformément répartie dans toute la masse de chloroplaste, et que les chloroplastes seraient constitués par un hydrogel formé de colloïdes divers, les uns incolores, les autres chlorophylliens (Siebold), ou de colloïdes chlorophylliens chimiquement combinés aux colloïdes incolores. On a cru remarquer que les chloroplastes présenteraient une zone périphérique plus verte que le centre, ce qui a conduit certains physiologistes à penser que l'hydrogel serait plus riche en colloïdes chlorophylliens dans la périphérie ; mais les chloroplastes se vésiculisent facilement dans les conditions de l'observation et il n'est pas certain qu'il ne s'agisse pas là simplement d'un début d'altération. Nous avons vu, d'ailleurs, que, dans certains plastes, au contraire, c'est la partie périphérique du chloroplaste qui est la moins riche en chlorophylle, ce pigment pouvant même y faire complètement défaut (chloroplastes d'écailles de *Lilium candidum*, d'après Emberger). D'après Ponovarev et Lepeschkine, enfin, le gel du chloroplaste serait dans un état semi-fluide et les variations de formes de ces organites, qui ne sont pas toujours sphériques, s'expliqueraient par une tension trop faible entre le cytoplasme et le chloroplaste.

Les données cytologiques récentes semblent en accord avec ces concep-

tions. L'observation des chloroplastes sur le vivant montre que les chloroplastes, lorsqu'ils ne contiennent ni grains d'amidon, ni granulations lipoïdiques, offrent souvent un aspect tout à fait homogène ; dans certains cas, cependant, ils ont un aspect confusément granuleux, qui ferait croire que le pigment se trouve réparti sous forme de fines granulations à la limite de la visibilité. Cependant, après fixation, l'observation montre que les chloroplastes ne présentent de structure hétérogène que lorsqu'ils sont fixés par des mélanges renfermant de l'acide acétique ou de l'alcool qui les altèrent, tandis qu'au contraire, traités par les techniques mitochondriales, ils se présentent comme des corps toujours absolument homogènes, qui ressemblent le plus aux chloroplastes observés sur le vivant.

Il semble donc que l'on puisse conclure que les chloroplastes sont des édifices entièrement colloïdaux dans lesquels la substance du plaste et le pigment sont très étroitement associés. On conçoit ainsi comment, les granules de chlorophylle s'unissant aux micelles du plaste, le volume de cet organite présente parfois l'accroissement si considérable qui carac térise la formation des chloroplastes.

D'autre part, les recherches de Price, de Scarth, de L. Lapicque, de Guilliermond et de Mangenot, ont montré que le « chromatophore » des Spirogyres se présente à l'ultramicroscope comme optiquement vide et visible seulement par sa couleur et semble être, par conséquent, à l'état d'hydrogel. Les recherches récentes de Guilliermond ont montré, en outre (Cf. p. 417), que les leucoplastes et les chondriosomes sont le plus souvent invisibles à l'ultramicroscope ; dans certains cas favorables, cependant, il est possible de les distinguer, mais, alors, ces organites apparaissent optiquement vides avec un contour seul très faiblement lumineux. Les chloroplastes eux-mêmes sont optiquement vides et visibles seulement par leurs contours lumineux et leur couleur. On serait donc tenté de considérer les plastes et les chondriosomes comme formés par un hydrogel, analogue à celui du cytoplasme dont ils constitueraient une phase séparée.

Quant aux chromoplastes, nous avons vu que les pigments qu'ils renferment se présentent souvent sous forme de granules très fins, à la limite de la visibilité, ou relativement gros et bien distincts, et parfois même de cristaux.

Nous avons dit que certaines Algues inférieures (Conjuguées ; Siphonocladales : *Cladophora*, *Bryopsis*, etc... ; Ulothricales) renferment dans leurs chromatophores des corpuscules réfringents appelés *pyrénoïdes* : ces corpuscules, que l'on retrouve, d'ailleurs, chez *Anthoceros*, présentent les caractères des protéides. Ils affectent parfois des formes cristallines qui les ont fait considérer, par Schimper et Arth. Meyer, comme des cristalloïdes protéiques ; dans beaucoup de cas, cependant, ils sont amorphes (Zimmermann, Klebahn). Chez les Algues qui forment des grains d'amidon, un certain nombre, au moins, de ceux-ci naissent toujours à la périphérie des pyrénoïdes, autour desquels ils forment une sorte de couronne. Les pyrénoïdes varient beaucoup de nombre dans les chromatophores (Miss Carter).

Schmitz avait considéré les pyrénoïdes comme des organites permanents et certains auteurs (Schmitz, Chmielevsky, Lutman) ont observé leur division. Schimper, au contraire, admet que les pyrénoïdes peuvent se former *de novo* ; cette dernière opinion paraît démontrée, à la suite des travaux de Klebs et de Strasburger, qui ont vu disparaître les pyrénoïdes, l'un chez *Hydrodictyon* et le second chez *Cladophora*.

La signification de ces pyrénoïdes est encore inconnue. On a pensé qu'ils constituaient une réserve protéique élaborée par le chromatophore. On s'est demandé, d'autre part, s'ils ne jouaient pas un rôle dans la formation de l'amidon. Pour certains auteurs, c'est dans leur intérieur que naîtraient les grains d'amidon. Lutman a observé, dans les chromatophores de *Closterium*, des lignes rayonnantes partant du pyrénoïde et entourant les grains d'amidon. Mc Allister a constaté également, dans *Anthoceros*, la transformation des pyrénoïdes en grains d'amidon. Cependant, d'autres auteurs n'ont pu confirmer ce fait et admettent l'indépendance entre les grains d'amidon et les pyrénoïdes ; les grains d'amidon seraient toujours entourés, selon ces derniers, par la substance du chromatophore et non par celle du pyrénoïde.

Motilité des chloroplastes.

Comme tous les autres plastes et comme les chondriosomes, les chloroplastes sont capables de se déplacer. On admet généralement qu'ils n'ont qu'un rôle passif dans ces déplacements qui seraient dus exclusivement aux courants cytoplasmiques.

Cependant, diverses observations dues à Weiss, W. Schimper, Küster, etc., ont montré que les chloroplastes sont susceptibles de se déformer et de présenter des mouvements amiboïdes, faits également constatés, plus récemment, pour les leucoplastes et les chondriosomes, par Emberger, Guilliermond et Milovidov. Une observation, due à Sauvageau, sur une Laminaire, *Saccorhiza bulbosa*, semble bien indiquer que les chloroplastes ont un mouvement propre. Dans cette Algue, les chloroplastes affectent la forme de rubans plus ou moins rectangulaires et le cytoplasme est immobile ou animé de mouvements à peine perceptibles. Or, Sauvageau a montré que, quand les plantules de *Saccorhiza bulbosa* sont éclairées par une faible lumière, les chloroplastes sont appliqués contre la surface externe des cellules (fig. 90, A). Si l'on expose, au contraire, les plantules à une lumière intense et les observe sous le microscope, on voit les chloroplastes se contracter se déformer sans cesse, ramper à la périphérie de la cellule et émigrer (fig. 90, B) sur les parois de celle-ci qui sont perpendiculaires à la surface de la plantule, c'est-à-dire parallèles à la direction des rayons lumineux. Au bout de 20 minutes environ, les chloroplastes ont cessé leur mouvement et ne présentent plus au soleil que leur profil (fig. 90, C). Si l'on place, de nouveau, la plantule à une faible lumière, les chloroplastes reviennent s'établir contre la paroi externe des cellules, face au jour.

Senn admet que les chloroplastes ont un pouvoir locomoteur qui leur

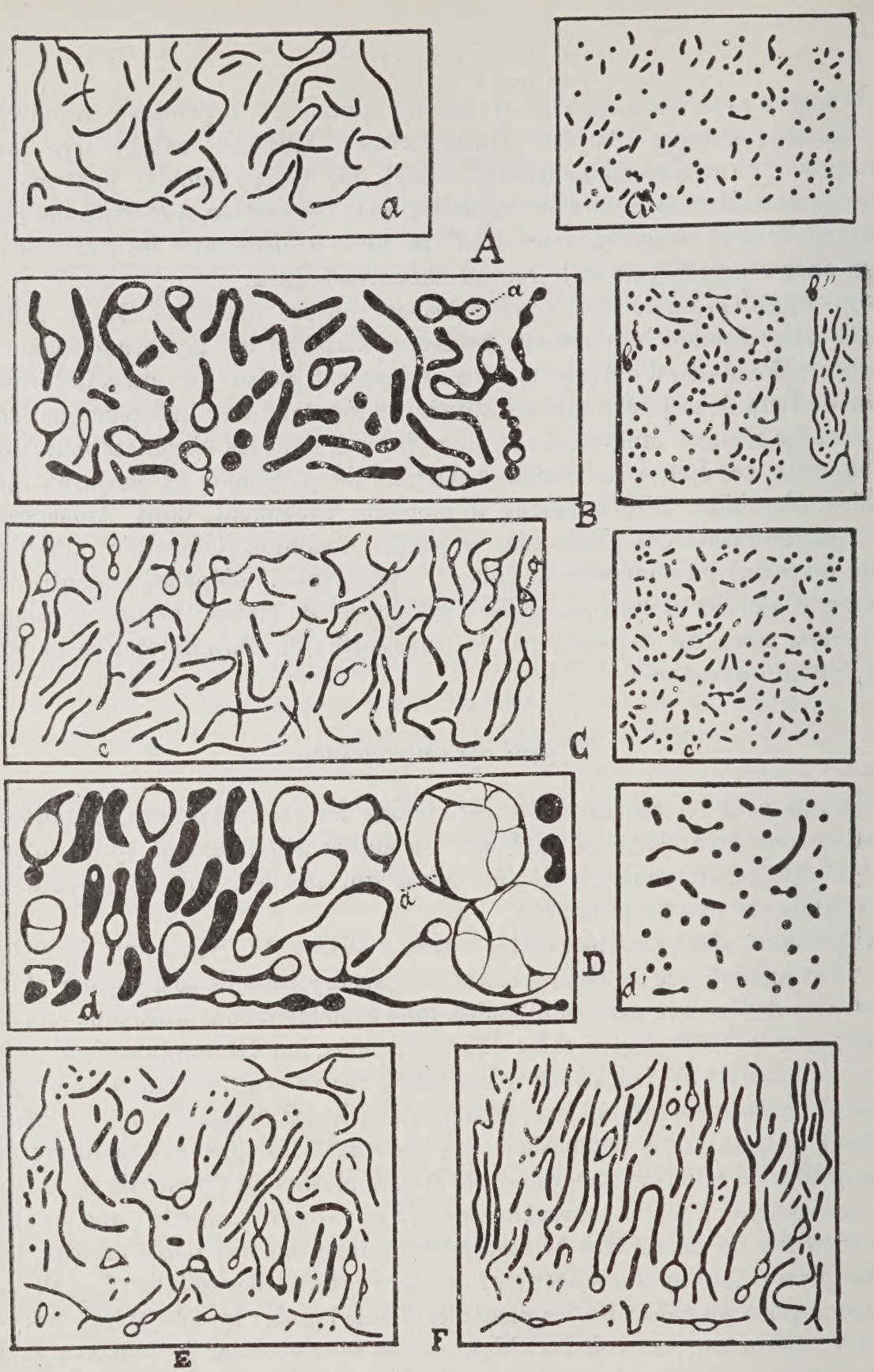


Fig. 89. — A, Chondriome dans les cellules du méristème de la racine de Courge ; on a représenté séparément les leucoplastes (*a*) et les chondriosomes ordinaires (*a'*). — B, *Id.*, dans les cellules du parenchyme cortical : *b*, leucoplastes ; *a*, amidon ; *b'*, chondriosomes ordinaires ; *b''*, chondriosomes ordinaires prenant, dans quelques cas, l'aspect de chondriocontes typiques. — C, Chondriome des cellules du parenchyme du cylindre central : *c*, leucoplastes ; *a*, amidon ; *c'*, chondriosomes ordinaires. — D, chondriome des cellules du parenchyme cortical de l'axe hypocotylé : *d*, chloroplastes, dont quelques-uns forment de gros grains d'amidon composé (*a*) ; *d'*, chondriosomes ordinaires. — E, Chondriome du foie de Grenouille. — F, Chondriome des basides de *Psalliota campestris*. Les chondriosomes forment, dans les Champignons aussi bien que dans le foie de Grenouille, des vésicules dont on ignore encore la signification. (Méthode de Regaud ; d'après Guillier-mond, 1920).

est propre ; mais il attribue leur mouvement à la présence d'une gaine cytoplasmique qui les entourerait et à laquelle il donne le nom de *peristromium* : celle-ci donnerait naissance à des pseudopodes permettant aux chloroplastes de se déformer et de se déplacer ; mais l'existence du péristromium, contestée par A. Meyer, semble tout à fait problématique. Peut-

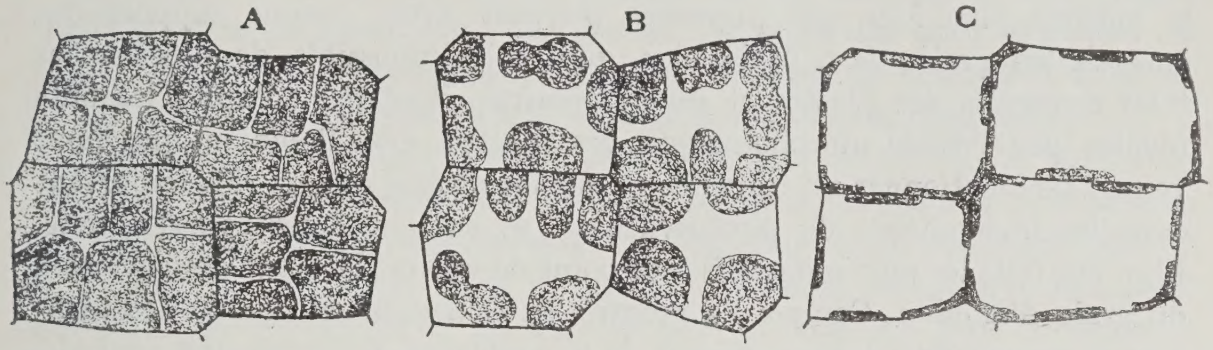


Fig. 90. — Mouvements des chloroplastes des plantules monostromatiques de *Saccorhiza bulbosa*. — A. faible lumière. C. — Lumière intense. — B. les chloroplastes émigrent d'une position à l'autre (d'après Sauvageau, 1918).

être Senn a-t-il décrit, sous ce nom, l'écorce mitochondriale incolore signalée par Emberger, dans les chloroplastes du bulbe de Lis et l'appendice filiforme décrit par Guilliermond dans certains chloroplastes des feuilles d'Iris. En réalité, il semble que l'on doive attribuer les mouvements amiboïdes observés dans les chloroplastes à des variations de tension superficielle (Milovidov).

FONCTIONS DES PLASTES ET DES AUTRES CHONDRIOSOMES

Si nos connaissances sur l'évolution et les caractères morphologiques des plastes et des autres chondriosomes ont réalisé, dans ces dernières années, de très grands progrès, on est malheureusement encore très mal renseigné sur le rôle de ces organites. On a attribué d'abord aux plastes un rôle essentiel dans la fabrication de la chlorophylle, de l'amidon et des pigments xanthophylliens et carotiniens. Toutes ces substances seraient les produits de l'activité des plastes (Sachs, W. Schimper, A. Meyer) et tous les phénomènes de la photosynthèse s'accompliraient dans l'intérieur des chloroplastes. Les chloroplastes seraient de petits laboratoires, siège des phénomènes de synthèse les plus importants de la cellule végétale (Sachs). Cependant, on tend, depuis quelques années, à réagir contre l'importance attribuée aux plastes, et certains auteurs supposent que les plastes auraient seulement pour fonction d'accumuler certaines substances fabriquées par le cytoplasme et ne joueraient par conséquent qu'un rôle passif ; ce seraient de simples supports de l'amidon et des pigments. D'autre part, comme nous le verrons plus loin, on tend à restreindre le rôle des chloroplastes dans la

photosynthèse et, sans nier la part importante qu'ils jouent dans ce phénomène, on admet de plus en plus aujourd'hui, que la photosynthèse s'effectue avec la collaboration réciproque des chloroplastes et du cytoplasme.

On peut évidemment penser que les plastes ne servent que de substratum aux pigments carotinoïdes qui se formeraient dans le cytoplasme, car, nous le verrons plus loin, ces pigments peuvent avoir comme support des gouttelettes graisseuses. Mais, bien qu'il soit impossible de préciser les rôles respectifs des plastes et du cytoplasme, il semble, d'après les faits révélés par l'étude morphologique des plastes, que l'opinion que nous venons de mentionner est exagérée et que les plastes ont un rôle important dans les phénomènes de photosynthèse, et surtout dans l'amylogenèse. L'un des faits les plus suggestifs à ce point de vue est le mode de formation du grain d'amidon. Comme l'a montré W. Schimper, et comme les techniques mitochondriales ont permis de le confirmer, l'amidon naît toujours dans l'intérieur des plastes et la position du hile et la structure du grain d'amidon sont conditionnées par l'endroit du plaste où ce grain a pris naissance. Il est impossible d'expliquer cela si l'on admet que le plaste n'a pour fonction que d'accumuler certaines substances formées par le cytoplasme : on ne peut pas invoquer un phénomène d'adsorption. Il y a là une synthèse, une condensation du glucose soluble en amidon insoluble qui s'opère dans l'intérieur même du plaste. On est donc obligé d'admettre que l'amidon s'édifie dans la substance mitochondriale elle-même par polymérisation de glucose. Malheureusement, on ne peut se faire actuellement, relativement au rôle des plastes, que des hypothèses sans aucune base solide.

L'une d'elles a été proposée par Nageotte pour expliquer à la fois le rôle des chondriosomes proprement dits et des plastes. Elle s'appuie sur les faits mis en évidence par les recherches de Guilliermond et de ses élèves, que le plaste ne se détruit pas pendant son fonctionnement et elle attribue aux plastes et aux chondriosomes le rôle de catalyseurs. Selon cette hypothèse, il y aurait, dans les cellules, deux sortes de catalyseurs : les catalyseurs homogènes, représentés par les diastases, et les catalyseurs hétérogènes, correspondant aux chondriosomes et aux plastes.

Les chondriosomes et les plastes constitueraient un système de catalyseurs organisés, par l'action desquels se font et se transforment les corps composés dont l'organisme a besoin pour se constituer et pour fonctionner. Nageotte s'est attaché à appliquer cette théorie aux chloroplastes et à rapprocher la formation de l'amidon, par photosynthèse, dans le chloroplaste, des phénomènes de catalyse opérés en faisant passer, sur un métal chauffé, un courant gazeux, formé d'hydrogène et d'une substance destinée à subir l'hydrogénation. « Dans les deux cas, les phénomènes s'accomplissent de même : dans la formation de l'amidon, la chaleur est remplacée par la lumière, l'hydrogène emprunté à l'eau ; quant au rôle du catalyseur métallique, il est tenu par la substance du plaste, qui est colloïdal et par conséquent poreux et divisé à l'extrême. Quant à la substance

du catalyseur, c'est-à-dire du plaste, elle n'entre pas en ligne de compte dans les produits obtenus. Le chloroplaste ne s'use pas, ce qui ne signifie pas, bien entendu, que certains atomes du plaste ne peuvent entrer en combinaison temporaire au cours des opérations que nécessite l'élaboration d'une substance aussi complexe que l'amidon. »

D'ailleurs, nous verrons que la plupart des physiologistes sont obligés d'admettre la présence, dans les plastes, de diastases, pour expliquer la photosynthèse et l'amylogenèse ; dès lors, on peut se demander si ce ne serait pas le plaste lui-même qui jouerait le rôle de ces diastases.

L'hypothèse de Nageotte, adoptée par Guilliermond, a été développée ensuite par Emberger, puis par Noel et Mangenot. Elle trouve un argument dans le fait curieux que les plastes ne s'épuisent pas en fonctionnant · ainsi que nous l'avons fait ressortir, un chloroplaste peut revenir, par résorption de sa chlorophylle, à l'état de petit leucoplaste et un leucoplaste hypertrophié par l'amidon qu'il a élaboré est susceptible de se régénérer et de reprendre sa forme caractéristique, après digestion de cet amidon. On a invoqué également, en sa faveur, le fait que les produits ordinaires de l'activité des plastes peuvent prendre naissance, dans quelques cas, dans le cytoplasme lui-même ; c'est ainsi que dans les Cyanophycées, où il n'y a pas de plastes, la chlorophylle se forme dans le cytoplasme lui-même. Les pigments carotinoïdes peuvent également être localisés dans les globules graisseux. Les cristalloïdes protéiques, enfin, peuvent se disposer aussi bien dans le cytoplasme et le noyau que dans les plastes. Il n'en est pas de même de l'amidon qui est toujours le produit de l'activité des plastes. Cependant, certains produits, peut-être voisins des amidons vrais, tels que l'« amidon » des Rhodophycées, se forment directement dans le cytoplasme. Ces faits sembleraient indiquer que le rôle des plastes serait d'*accélérer* la formation de produits qui pourraient naître aussi, mais plus lentement, dans le cytoplasme ou de réaliser des polymérisations comparables à celle dont résultent les amidons vrais.

Le rôle des plastes nous amène naturellement à examiner celui des chondriosomes. On sait que, depuis longtemps, les zoologistes attribuent à ces organites un rôle prépondérant dans les élaborations de la cellule, rôle semblable à celui des plastes. Toutefois, il faut convenir qu'en dehors des observations de Noel sur le foie des Mammifères (cf. p. 81), on n'a jamais pu fournir la preuve évidente de ce rôle, que ne semblent, d'ailleurs, pas confirmer les observations vitales réalisées par M. R. et W. H. Lewis, G. Levi et Parat.

On a vu, d'autre part, que les études très précises qui ont pu être faites sur les chondriosomes des cellules végétales et, en particulier, dans les Champignons, n'ont jamais permis de constater une participation quelconque de ces organites dans les élaborations du cytoplasme. Cependant le fait, aujourd'hui démontré, que les plastes, dont le rôle élaborateur ne peut faire aucun doute, sont des formations de même nature que les chondriosomes dont ils constituent une catégorie spéciale, amène à penser que les plastes et les chondriosomes pourraient avoir une fonction commune et

extrêmement générale, difficile à déceler par la simple observation morphologique, qui nous échappe encore, mais dont le rôle joué par les plastes serait une des manifestations.

Plusieurs hypothèses ont été formulées pour expliquer cette fonction.

Partant de l'opinion, non démontrée, que les chondriosomes jouent un rôle direct dans les élaborations, Regaud a considéré ces éléments comme les organites de la fonction éclectique et pharmacopexique de la cellule, c'est-à-dire comme des « *éclectosomes* ». Les chondriosomes, d'après cette hypothèse, puiseraient, dans le milieu ambiant, les matériaux nécessaires à la vie de la cellule, les transformeraient et, enfin, dégageraient le produit de l'élaboration pour l'excréter ou le mettre en réserve. Cette hypothèse n'est pas très éloignée, en somme, de celle de Nageotte et peut très bien se concilier avec elle.

On peut en dire autant de celle de E. V. Cowdry, pour qui les éléments du chondriome représenteraient une surface d'absorption considérable pour toutes les substances dissoutes qui tendraient à abaisser leur tension superficielle par rapport au cytoplasme. Des mesures minutieuses, réalisées par Lecomte du Noüy et Cowdry, ont montré à ces auteurs que la surface des chondriosomes est plus grande que celle du noyau, alors que le volume nucléaire est environ cinq fois plus considérable que le volume total du chondriome d'une même cellule. La substance mitochondriale apparaît donc comme réalisant le maximum de surface, avec le minimum de matériel. Sur ces interfaces considérables, certaines substances s'accumuleraient et les concentrations atteintes permettraient entre elles des réactions plurimoléculaires de la plus haute importance. Cette hypothèse est admise par Robertson (cf. p. 468).

Une autre hypothèse est celle de A. Mayer et Schaeffer ; elle se fonde sur les travaux de Lœw, Palladine, etc., qui font jouer aux acides gras contenus dans les lécithines le rôle de corps autoxydables, de substances respiratoires intermédiaires, c'est-à-dire de vecteurs d'oxygène. Elle consiste à admettre que les chondriosomes, en vertu de leur constitution lipoïdique, seraient le lieu de la fonction très générale de réduction et d'oxydation, et pourraient avoir un rôle dans les phénomènes respiratoires et, indirectement, dans les synthèses cellulaires.

Les travaux de Marcel Prenant, P. Rémy, Katzunuma, et ceux de Mangenot, ainsi que de quelques autres auteurs, ont établi que les chondriosomes sont parfois le siège d'une fonction peroxydasique et cela, aussi bien dans les cellules animales que dans les cellules végétales ; mais cette fonction est loin d'être générale car, dans d'autres cellules, plus nombreuses encore, les peroxydases semblent localisées dans les vacuoles. Ajoutons que les travaux de M. Prenant, Katsunuma et Marinesco ont décelé du fer au niveau des chondriosomes, support des prétendues peroxydases.

D'autre part, Chodat et Bach, puis Chodat et Rouge ont localisé des oxydases dans les leucoplastes des cellules végétales.

Indépendamment du pouvoir oxydo-réducteur attribué aux chondrio-

somes, soit en raison de leur constitution lipoïdique, soit en raison de la présence des diastases qu'elles contiendraient (peroxydases et oxydases), les travaux de GIROUD, et surtout ceux de JOYET-LAVERGNE, tendent à montrer que les chondriosomes seraient fréquemment le support du glutathion. JOYET-LAVERGNE aurait localisé cette substance, par la réaction du nitroprussiate de sodium, dans les chondriosomes des cellules animales et végétales les plus diverses. Il aurait, en outre, constaté le pouvoir oxydo-réducteur consécutif à la présence du glutathion, dans les chondriosomes des mêmes cellules, par un grand nombre de réactifs appropriés. Mais cette hypothèse séduisante n'a pas encore été confirmée.

PARAT, de son côté, bien que n'ayant pu vérifier les résultats de JOYET-LAVERGNE, admet que les chondriosomes ont un pouvoir réducteur. Il a constaté que le vert Janus est réduit par le cytoplasme et par les chondriosomes et ne colore ces derniers qu'à la condition que la préparation ait été préalablement aérée. Il remarque, en outre, que, comme l'avait déjà indiqué GUILLIERMOND, les chondriosomes, une fois colorés par le vert Janus, peuvent se décolorer par réduction. Il arrive même que le bleu de méthylène, qui est réduit par le cytoplasme et les chondriosomes, et ne colore ordinairement pas ces derniers, puisse accidentellement se régénérer à leur niveau lorsque la préparation est très aérée. Se fondant sur ces faits, PARAT incline donc à admettre les vues de JOYET-LAVERGNE et il rapproche ces faits des propriétés réductrices du glutathion et de la propriété de ce tripeptide de s'oxyder, en présence de l'oxygène atmosphérique, avec formation d'H^2O^2 susceptible d'oxyder directement d'autres substances ou de participer à des oxydations indirectes, si une peroxydase est présente. PARAT fait remarquer que ce rapprochement est d'autant plus suggestif, que certains travaux ont montré que le glutathion n'est autoxydable qu'en présence de très minimes traces de fer et que l'on a précisément décelé la présence de ce métal dans les chondriosomes. Se fondant sur ces faits, PARAT fait jouer aux chondriosomes un rôle prépondérant dans les phénomènes d'oxydo-réduction, auxquels, comme nous le verrons dans la suite, on attribue toutes les synthèses cellulaires. La synthèse des protéides qui exigerait, selon ROBERTSON, une phase lipoïdique et une phase aqueuse, s'opérerait selon PARAT, avec le concours simultané des chondriosomes (phase lipoïdique) et des vacuoles (phase aqueuse).

On voit, par cet exposé, que tous les cytologistes sont d'accord, aujourd'hui, pour admettre que les chondriosomes ont un rôle essentiel dans le métabolisme cellulaire, et que tous, avec quelques nuances, semblent disposés à se rallier à l'hypothèse de NAGEOTTE, considérant les chondriosomes comme des agents de catalyse. Quoi qu'il en soit, étant donné que les chondriosomes et les plastes présentent les mêmes caractères morphologiques et histochimiques, il y a lieu de supposer que ces deux catégories d'éléments, distincts, mais de même nature, doivent avoir une fonction commune et le rôle de catalyseur qui leur est attribué nous apparaît comme le plus vraisemblable, et ainsi que l'a fait ressortir NAGEOTTE, « rien ne permet de faire supposer que le rôle des chondriosomes se limite à la

synthèse et à l'élaboration des substances insolubles. Il est beaucoup plus vraisemblable que, même lorsque ces éléments ne présentent aucun signe visible d'une élaboration quelconque, ce qui est le cas pour un très grand nombre d'entre eux, ils soient néanmoins le siège d'une activité chimique dont les produits se diffusent au lieu de s'accumuler. »

Le rôle oxydo-réducteur des chondriosomes, s'il était vérifié, pourrait s'appliquer aussi bien aux plastes qu'aux chondriosomes et l'on sait que certains physiologistes, comme WURMSER, admettent que la photosynthèse est précisément conditionnée par un processus oxydo-réducteur. Ainsi s'expliquerait-on qu'une fonction de synthèse aussi importante que celle de la photosynthèse, soit réalisée par une catégorie de chondriosomes distincte des autres, et peut-être la fonction spéciale qu'exercent les plastes dans la photosynthèse serait-elle due à la présence, dans leur substratum lipoprotéique, de certaines substances minérales, agissant comme catalyseurs et qui feraient défaut aux chondriosomes ordinaires. Il y a là, comme on le voit, tout un champ à explorer. Mais, pour le moment, toutes les hypothèses proposées manquent de base solide et nous sommes obligés de reconnaître notre complète ignorance.

CHAPITRE IV

LE NOYAU

Le noyau est un élément constant de toute cellule ; seules, en effet, parmi tous les êtres vivants, les Bactériacées paraissent être dépourvues de vrais noyaux. Les travaux publiés, jusqu'à ce jour, sur ce constituant cellulaire essentiel, sont vraiment innombrables ; mais en dépit de la quantité d'efforts qu'implique une œuvre collective aussi considérable, la plupart des problèmes soulevés par l'existence et le comportement des noyaux sont encore très loin d'être résolus. C'est que l'étude du noyau offre des difficultés particulières, tenant surtout au manque de précision des images observées dans les coupes colorées d'objets fixés. Des données très importantes ont cependant été acquises dans ce domaine. On en trouvera l'exposé dans les pages suivantes. On commencera par étudier les caractères morphologiques des noyaux dits « au repos », c'est-à-dire des noyaux ne se divisant pas ; puis on décrira les divers modes de division des noyaux ; car ces organites naissent, exclusivement, de la division de noyaux préexistants. On résumera ensuite ce que l'on sait de la composition chimique du noyau et de ses constituants morphologiques. Enfin, on indiquera quels sont les faits actuellement connus concernant les fonctions des noyaux.

LES NOYAUX « AU REPOS »

On envisagera successivement les *formes*, les *dimensions*, la *consistance*, enfin la *structure des noyaux quiescents*, tels que ceux-ci se présentent chez les Végétaux *autres que les Bactériacées* ; mais l'absence, chez celles-ci, d'un noyau typique n'implique pas qu'elles soient dépourvues de tout élément nucléaire ; on terminera donc ce paragraphe par l'exposé des faits concernant l'*existence possible, chez les Bactériacées, de formations équivalant*, à quelque degré, *au noyau des autres Etres.*

FORMES DES NOYAUX

Typiquement, les noyaux tendent à prendre la forme d'une sphère. Chez de très nombreux Végétaux, ils sont même toujours sphériques, sauf

lorsque, volumineux, ils appartiennent à une cellule étroite : pour tenir dans ce cadre exigu, ils sont, en effet, contraints de s'étirer et offrent, alors, l'aspect d'un boyau parfois fort allongé ; cet amincissement devient extrême dans certains cas dans lesquels les noyaux émigrent, d'une cellule dans une autre, par un orifice ou un canal très étroits : les noyaux formés dans les basides doivent, pour gagner chacun une basidiospore, traverser les stérigmates, conduits extrêmement ténus ; ils s'étirent alors (fig. 380, 7) jusqu'à offrir l'aspect de filaments (Rosenvinge, Maire, Fries, etc...); il en est de même du noyau émigrant d'une cellule de Levure dans le bourgeon formé par celle-ci (Guilliermond). Chez d'autres plantes, les noyaux, peu rigides, ne sont sphériques que lorsqu'ils sont suspendus dans un large excès de cytoplasma ; mais la tension de surface régnant au contact du cytoplasme et de la vacuole suffit à les déformer et, s'ils sont logés dans une mince couche cytoplasmique, entre une vacuole et une paroi résistante, ils y sont à l'état de lentilles plus ou moins aplaties (fig. 91).

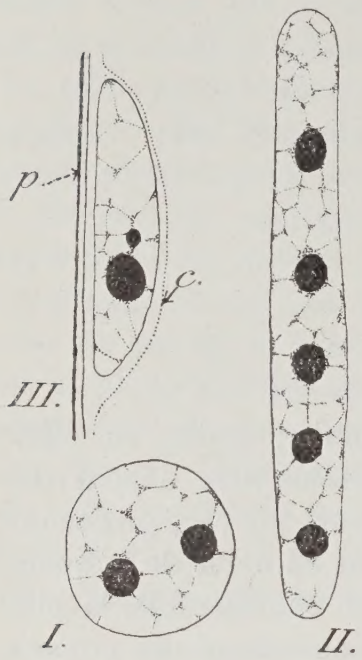


Fig. 91. — Les trois types morphologiques les plus courants du noyau. — I. Noyau sphérique. — II, Noyau cylindrique (cellules longues et étroites). — III. Noyau lenticulaire; *c*, limite du cytoplasme et de la vacuole; *p*, paroi de la cellule (d'après Mangenot, 1930).

Exceptionnellement, c'est-à-dire dans certains tissus ou cellules spécialisés en vue de l'accomplissement de fonctions particulières, les noyaux présentent, parfois, des formes très différentes des formes typiques.

Dans les albumens, tissus dans lesquels s'accumulent des réserves, et qui sont ensuite voués à une dégénérescence rapide, les noyaux offrent fréquemment des aspects aberrants. Dans l'albumen de *Zea Mays*, Zimmermann les a décrits comme des corps irrégulièrement grillagés ou réticulés et présentant, à leur pourtour, des apophyses aiguës (fig. 92). Dans l'albumen de *Fritillaria imperialis* et de *Vicia Faba*, Buscalioni a signalé des noyaux en forme d'haltères plus ou moins allongées, ou d'anneaux irréguliers, ou encore affectant l'aspect de masses ramifiées (fig. 93 ; cf. aussi p. 189).

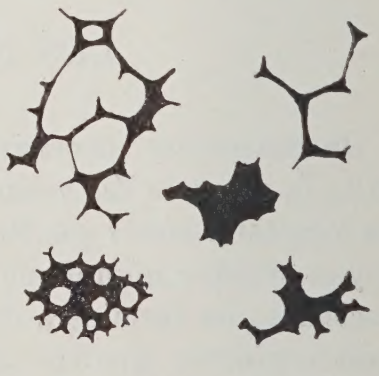


Fig. 92. — Noyaux grillagés dans l'albumen de *Zea Mays* (d'après Zimmermann).

Dans les éléments excréteurs, canaux mucifères, laticifères ou cellules à résine, Molisch a observé des noyaux de formes aberrantes, généralement étirés en filaments. Dans les cellules à résine d'*Aloë saponaria*, les noyaux offrent l'aspect de gros cordons présentant de plus ou moins nombreuses circonvolutions. Dans les canaux mucifères de *Galanthus niva-*

lis, ce sont, soit des éléments allongés et présentant un contour irrégulier, soit des filaments extrêmement longs et grêles, sinueux ou diversement contournés, renflés aux deux bouts. Dans les canaux mucifères de *Lycoris radiata*, cet aspect est réalisé au maximum : les noyaux se présentent comme des fils extraordinairement longs et ténus, tordus en boucles parfois embrouillées, de manière à constituer un inextricable peloton (fig. 94). Dans les laticifères des Musacées et des Aracées, les noyaux offrent un aspect non moins aberrant, mais tout autre. Chacun paraît être inclus dans une vésicule sphérique, contenant un liquide très peu colorable, et dans laquelle se forment, dans certains cas, des cristaux protéiques (*Musa*, *Philodendron*).

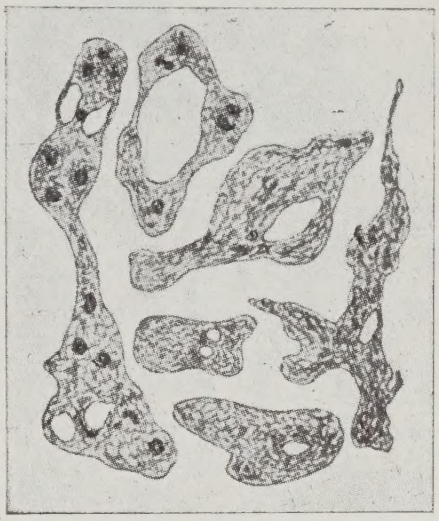


Fig. 93. — Noyaux irréguliers dans l'albumen transitoire de *Vicia Faba* (d'après Buscalioni).

Dans les cellules du tapis pollinique, chez les Angiospermes les plus diverses, dans les suçoirs micropylaires des Scrofulariacées, dans les cellules du suspenseur de diverses Angiospermes (*Tropœolum*, *Capsella*), et dans d'autres cas encore (Cf. p. 189 et p. 249), on a signalé, de même, des noyaux irrégulièrement et plus ou moins profondément lobés (Tischler, Woycicki, Rosenberg, Schmid).

Enfin, *dans les cellules réagissant à l'action d'un parasite*, animal ou végétal, les noyaux présentent toujours des déformations remarquables. Ils sont, en général, marqués d'incisures plus ou moins profondes, séparant des circonvolutions ou lobes de dimensions extrêmement diverses. Les noyaux profondément découpés observés par von Guttenberg dans les cellules de *Mercurialis perennis* attaquées par *Synchytrium Mercurialis* (fig. 95), d'*Adoxa Moschatellina* attaquées par *Synchytrium Adoxae*, de *Zea Mays* attaquées par un *Ustilago* (fig. 96), constituent un exemple particulièrement remarquable de ces faits. Tischler a observé des images nucléaires analogues dans des galles de *Circœa lutetiana* provoquées par un *Heterodera*, Noël Bernard dans les graines d'Orchidées germant sous l'action d'un *Rhizoctonia*, Er. Smith dans les cellules néoplasiques des tumeurs à *Bacterium tumefaciens*. Ces faits paraissent donc offrir une très grande généralité. La signification possible de tous ces aspects sera discutée plus loin, lorsqu'on traitera du rôle du noyau dans les sécrétions et des altérations nucléaires sous l'influence des parasites.

DIMENSIONS DES NOYAUX

Les noyaux offrent des dimensions le plus souvent relativement élevées. Chez les Végétaux supérieurs, les dimensions les plus fréquentes des noyaux varient entre 5 et 50 μ.

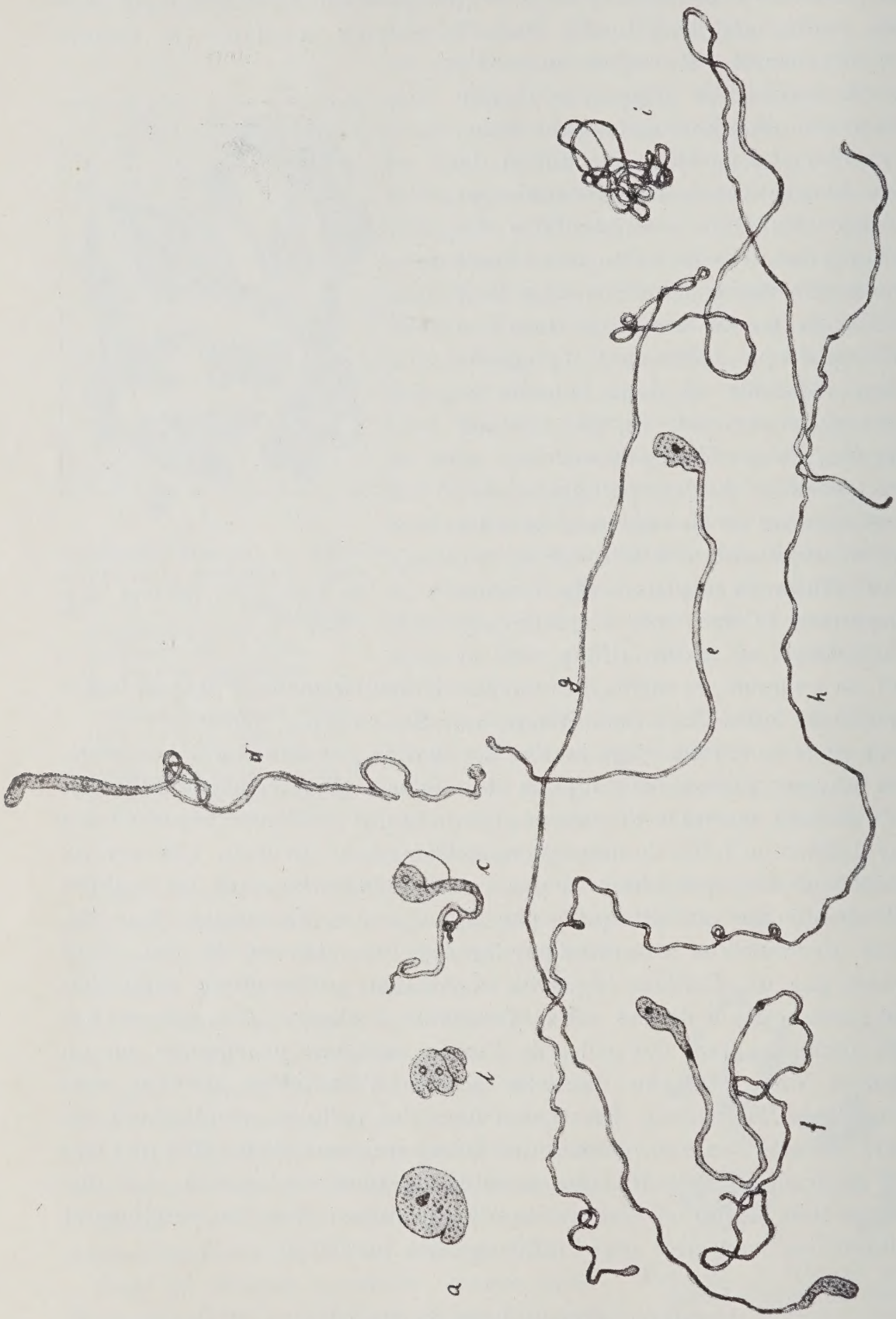


FIG. 94. — Noyaux des cellules à mucilage de la feuille de *Lycoris radiata* ; de *a* à *i*, toutes les formes intermédiaires entre les noyaux incisés (*a*) et les noyaux filamenteux (filament pelotonné en *i*) ; le filament apparaît comme une excroissance d'un noyau primitivement globuleux, dont la trace subsiste, à une extrémité, sous forme d'un renflement (× 300 environ ; d'après MOLISCH).

Chez les Végétaux inférieurs, le volume des noyaux est fréquemment beaucoup moindre ; il varie de 1 à 10 μ. Les noyaux les plus petits ont été signalés par Ch. Killian dans les cellules du mycélium d'un Ascomycète, *Venturia inequalis* : le diamètre de ces noyaux n'y dépasserait pas, en effet, 0,75 μ.

Enfin, dans certaines cellules des Végétaux supérieurs, les noyaux peuvent atteindre des dimensions énormes. Buscalioni a signalé des noyaux ovoïdes de 300 × 500 μ dans l'albumen d'un Lupin. Le noyau de l'oosphère des Gymnospermes peut également atteindre des dimensions de cet ordre ; son diamètre est, chez *Dioon edule*, de 500 à 600 μ ; dans un cas exceptionnel, observé par Chamberlain, ce noyau était ovoïde et son grand axe mesurait 1475 μ (1 millimètre 1/2), son petit axe 380 μ. Le noyau du spermatozoïde des Cycadales atteint aussi des dimensions très élevées, indiquées plus loin : son grand axe est de plus de 300 μ chez *Dioon*.

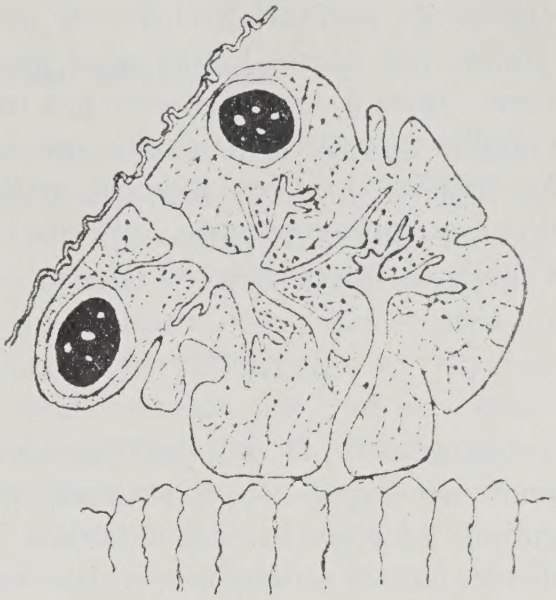


Fig. 95. — Noyau d'une cellule de Mercuriale attaquée par *Synchytrium Mercurialis* ; ce noyau, compris entre deux spores de *Synchytrium*, spores dont on aperçoit des fragments de parois (un fragment sectionné perpendiculairement, à la partie supérieure du dessin et un autre fragment, en coupe tangentielle, à la partie inférieure), est découpé par deux systèmes de sillons profonds et ramifiés (d'après von Guttemberg).

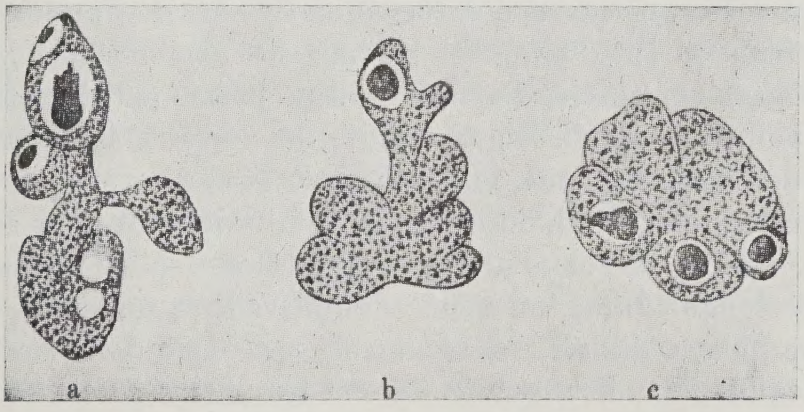


Fig. 96. — Noyau d'une galle provoquée, par *Ustilago Maydis*, chez *Zea Mays* ; *a* et *b*, épiderme inférieur ; *c*, parenchyme (d'après von Guttemberg).

CONSISTANCE DES NOYAUX

Les faits indiqués plus haut concernant les formes typiques des noyaux indiquent quelle peut être la consistance de ceux-ci. Ce sont des éléments déformables, mais inégalement suivant les espèces. Il n'a, d'ailleurs, pas été possible de préciser cette notion. Les expérimentateurs (Chambers et ses

collaborateurs) qui ont tenté d'apprécier exactement, au moyen des méthodes de microdissection, les caractères physiques du noyau, n'ont pas obtenu de résultats décisifs : le noyau se comporte, dans certains objets, comme une goutte liquide sous pression que crèvent les fines aiguilles de verre ; dans d'autres, comme une masse de consistance gélatineuse que les aiguilles morcèlent ; il semble que ce dernier cas soit le plus répandu chez les Végétaux. D'une manière générale, le noyau paraît être enveloppé d'une membrane propre, très fine, que l'on peut déchirer au moyen des aiguilles à microdissection (1).

STRUCTURE DES NOYAUX AU REPOS

Les noyaux de tous les Végétaux contiennent au moins un et souvent plusieurs corpuscules sphériques, ovoïdes, plus rarement de contour irrégulier : les *nucléoles*, éléments bien visibles à la fois sur le vivant, à cause de leur grande réfringence, et dans les coupes colorées, par suite de leur affinité pour les teintures histologiques ; en raison de leurs caractères particuliers, on les étudiera plus loin (p. 182). Le nucléole — ou les nucléoles — apparaissent comme suspendus dans une masse fondamentale homogène, évidemment responsable, en très grande partie, des caractères de consistance indiqués plus haut : c'est le *nucleochylema* (Strasburger, 1882) ou *caryolymphe* (Haeckel, 1891). Or, cette caryolymphe contient, en fait d'éléments figurés, autre chose que les nucléoles ; mais ici, le problème se complique car la structure du noyau quiescent est, dans son ensemble, extrêmement instable ; elle est bouleversée par la plupart des techniques en usage et l'on ne peut, dans ce domaine, parvenir à des solutions satisfaisantes qu'en combinant, judicieusement et avec beaucoup d'esprit critique, les diverses méthodes d'observation *in vivo*, de fixation et de coloration. On résumera ici, d'après les travaux les plus récents, l'état actuel de cette question. On notera, d'abord, qu'il ne paraît pas nécessaire de distinguer, du point de vue de leur structure, les noyaux au repos pour une courte période, séparant deux mitoses successives — ce sont les noyaux dits en *interphase* (cf. p. 220, note 1), que l'on rencontre dans les tissus de type embryonnaire, en voie d'active prolifération —, des noyaux au repos pour une très longue durée, ou même définitivement au repos, c'est-à-dire destinés à ne plus se diviser, tels qu'on les rencontre dans les tissus différenciés ; il semble, en effet, que les uns et les autres présentent, en général, une structure comparable : celle-ci peut répondre, suivant les espèces ou les groupes, à deux types bien distincts, caractérisés par la présence ou l'absence d'une formation réticulée dans les parties périphériques de la caryolymphe. Après avoir ainsi décrit les types que peut affecter, dans son ensemble, la structure du noyau, on envisagera séparément

1. Cette membrane serait, dans certains cas exceptionnels, assez marquée pour donner l'impression d'une véritable coque périnucléaire (Molisch, *Aloë*). Sa nature et son origine ont été diversement compris : Scarth, par exemple, la considère (1927) comme formée de deux lamelles superposées : l'une interne, de nature nucléaire, l'autre, externe, de nature cytoplasmique.

les nucléoles, puis les cristalloïdes qui existent constamment dans certains noyaux au repos.

Les noyaux avec réticule périphérique.

Dès 1865, Frommann observait, dans les noyaux des cellules fraîches de la moëlle du Bœuf, un reticulum légèrement plus réfringent que la matière fondamentale. Puis, de 1876 à 1880, Flemming, dans une série de recherches célèbres, confirme cette observation et la répète sur de nombreux objets, animaux et végétaux : tout noyau contient, d'après cet éminent cytologiste, une *charpente nucléaire* (« Kerngerüst ») réticulée ou *reticulum nucléaire* (« Netzwerk »), bien visible, dans certains cas, sur le vivant, nettement distincte des nucléoles et de la caryolymphe, et présentant, aux points d'intersection de ses mailles, des renflements appelés *pseudonucléoles* ; à la matière constitutive de ce réseau, Flemming donne le nom de *chromatine*, en raison de son affinité pour les couleurs d'aniline. Schmitz (1880), Baranetzky (1880), Guignard (1884), apportent des observations qui tendent à confirmer et à généraliser, dans le Règne végétal, les conclusions de Flemming (1) ; Guignard fait remarquer, de plus, que la substance constitutive du réseau se comporte, vis-à-vis des colorants, autrement que les nucléoles : ceux-ci fixent le carmin, tandis que ceux-là sont avides de vert de méthyle ; ainsi se précise la distinction entre la chromatine dont est formée la charpente réticulée d'une part, la matière constitutive des nucléoles d'autre part, enfin la substance très peu chromophile, et que dèjà Flemming appelait *achromatine*, dont la caryolymphe est formée.

Cette interprétation de la structure nucléaire a connu rapidement un très grand succès et a été adoptée dans de nombreux ouvrages classiques. Elle a, toutefois, été, dès le début, l'objet de critiques. Auerbach soutenait, dès 1874, que les détails structuraux observés dans les coupes colorées d'objets fixés, étaient des formations artificielles, provoquées par les agents coagulants employés ; della Valle (1913), G. Levi (1917), W. H. et M. R. Lewis (1917), Chambers (1924), dans des objets animaux, Schaede (1925-1926), Yamaha (1926), Fr. Weber (1927), Conard (1928), et d'autres, pour des objets végétaux, admettent ou soutiennent, au moyen d'arguments divers, une conception analogue. Von Neuenstein remarque (1914) que le noyau des *Spirogyra*, homogène dans la cellule vivante, est nettement structuré après fixation et Chambers indique qu'il suffit de percer la paroi d'une cellule, au moyen d'une aiguille à microdissection, pour modifier immédiatement la structure du noyau (2) ; celui-ci, qui semble

1. Peut-être est-il intéressant de rappeler que Guignard, suivant une conception émise antérieurement par Strasburger et par Balbiani, admettait que l'aspect réticulé de la chromatine correspondait, en réalité, à un long filament unique, pelotonné sur lui-même et dont les anses étaient ainsi entrecroisées en de multiples points ; cette conception, depuis longtemps abandonnée, n'offre plus qu'un intérêt historique.

2. Il résulte, cependant, d'expériences récentes de Martens et Chambers (1932) que, dans les cellules végétales, le noyau serait moins fragile. La piqûre de la cellule n'altère pas le noyau lorsque l'aiguille n'est pas venue jusqu'au contact de celui-ci. Mais le noyau n'est même pas altéré par la pénétration de l'aiguille à son intérieur et ne se coagule qu'au moment du retrait de celle-ci.

être l'organe le plus fragile de la cellule, apparaît primitivement homogène ; la piqûre y détermine la formation d'un réseau très net. Les observations de ce type pourraient être multipliées.

Des recherches récentes ont montré ce qu'il fallait penser de ces critiques : tout en reconnaissant à celles-ci une justesse relative, elles ont confirmé, dans l'ensemble, les observations de Flemming. Les noyaux de très nombreux Végétaux possèdent une charpente réticulée de chromatine ; mais cette formation, souvent très délicate sur le vivant, est plus ou moins grossièrement accentuée par l'action des fixateurs ou des traumatismes.

Cette conclusion a été permise, soit par des expériences, soit par la confrontation très soigneuse des images, observées *in vivo* et dans les coupes colorées d'objets fixés par les méthodes les plus diverses.

Dès 1899, Němec remarquait que, sous l'action des vapeurs de chloroforme, les noyaux des racines d'*Allium Cepa* et *Vicia Faba* éclatent et

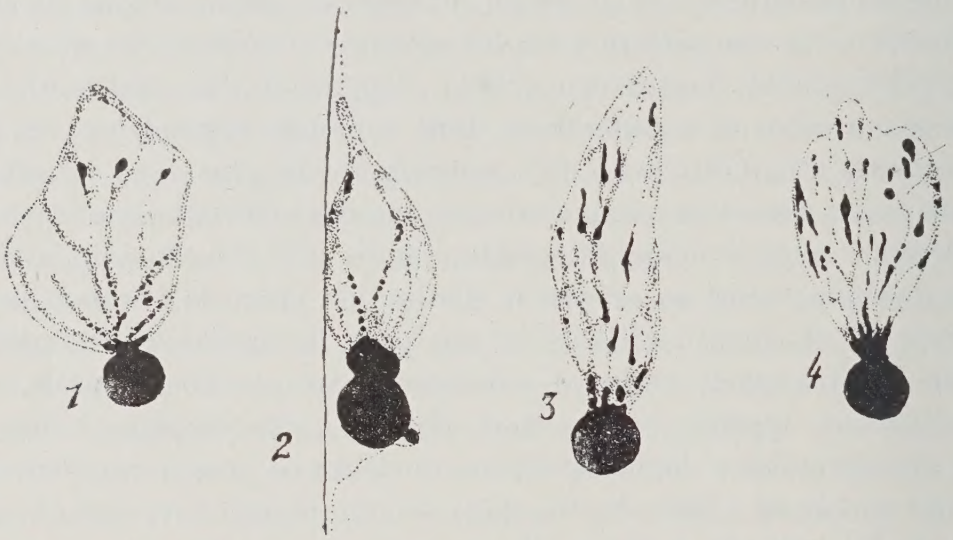


Fig. 97. — Noyaux des cellules méristématiques de la racine de *Zea Mays*, après centrifugation pendant 15 minutes, puis fixation et coloration. Dans chaque noyau, des tractus de chromatine convergent sur le nucléole, presque complètement expulsé (d'après Němec, 1929).

laissent échapper, par l'orifice ainsi ouvert, une partie de leur caryolymphe ; de tels noyaux présentent, après fixation, un réticulum de chromatine dont les mailles convergent vers le point de rupture de la membrane nucléaire, comme si elles avaient été entraînées par le liquide brusquement sorti du noyau ; ce phénomène implique l'existence du reticulum au moment de la rupture, donc avant la fixation. En 1929, Němec a obtenu des résultats comparables en centrifugeant des racines de *Zea Mays* : le nucléole, plus lourd, est projeté contre un des côtés du noyau, puis finit par être entraîné hors de celui-ci ; après fixation, on observe encore que les mailles du réseau nucléaire convergent sur le nucléole : tout se passe comme si ce dernier, pris dans le réseau de chromatine, l'attirait tout entier derrière lui dans le mouvement imposé par la force centrifuge (fig. 97) ; nouvel indice, et cette fois, sans intervention d'un agent chimique, de l'existence d'un réseau dans le noyau vivant.

En 1910, Lundegårdh, se livrant à une comparaison de cellules fixées,

et colorées d'une part, avec les mêmes cellules vivantes, d'autre part, concluait, sous certaines réserves ne portant que sur des détails, à la réalité des réseaux plus ou moins granuleux produits par les fixateurs dont il usait.

En 1919, Guilliermond, étudiant, sur le vivant, les pétales de *Tulipa suaveolens*, observe, dans les noyaux quiescents, « un nucléoplasme très finement granuleux » paraissant dû à un réseau chromatique très serré. De Litardière observe ensuite, également sur le frais, et dans d'exceptionnelles conditions de sécurité, les gros noyaux des feuilles minces d'*Hymenophyllum tunbridgense* ; ces noyaux renferment de fines granulations reliées, par de minces tractus, en un réseau ; on observe des images

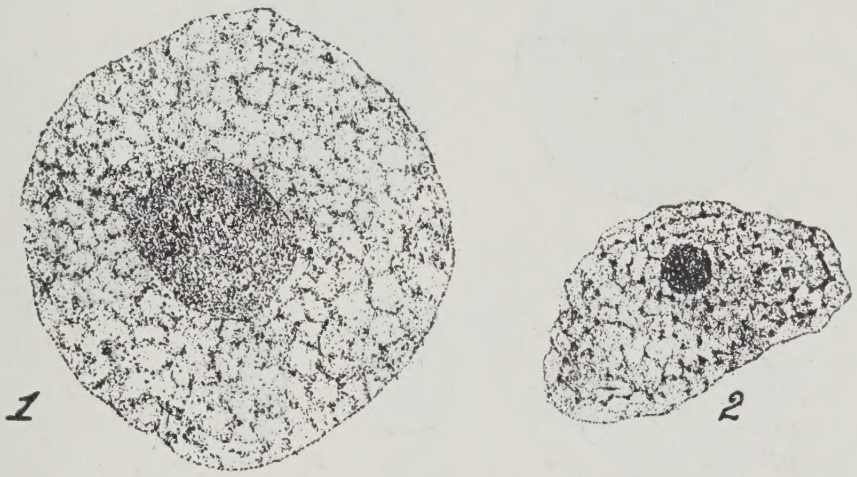


Fig. 98. — Noyaux vivants du périblème d'une racine : 1, de *Listera ovata* ; 2, de *Solanum tuberosum* (d'après Martens, 1924).

analogues après fixation par un mélange d'acide chromique et d'acide osmique.

Martens a effectué d'importantes recherches sur les noyaux quiescents des racines de *Listera*, *Solanum*, *Callitriche*, des feuilles d'*Elodea*, des poils staminaux de *Tradescantia virginica*, des stigmates plumeux des Graminées. Ces noyaux étaient observés *in vivo*, et avec des précautions minutieuses destinées à exclure les moindres risques d'altération : ainsi, pour l'étude des noyaux de la racine de *Solanum*, l'auteur choisissait une Pomme de terre poussée en cave et possédant de longues radicelles ; puis il amenait l'extrémité d'une de celles-ci, sans la séparer du reste de la plante, entre la lame et la lamelle, dans une goutte d'eau. Toute pression sur les objets était évitée, les examens n'étant jamais faits au moyen d'objectifs à très court foyer, et un dispositif d'éclairage, spécialement étudié, était utilisé. Ainsi observée, la structure du noyau se montre partout la même (fig. 98) : cet organite apparaît d'abord comme possédant une structure finement granuleuse ; puis un examen attentif révèle que ces granules sont les points d'intersection de filaments anastomosés en réseau ; on peut même suivre, parfois, sur une certaine longueur, ces tracés filamenteux souvent en zig-zag.

R. Chodat, étudiant, à son tour (1924), les noyaux vivants, chez

Gymnadenia conopea, signale, lui aussi, que ces organites contiennent un délicat réseau dont les nœuds sont légèrement renflés.

Guilliermond a repris, en 1930, ses observations sur les noyaux des cellules épidermiques vivantes des pétales de Tulipe et a confirmé les résultats antérieurement obtenus : le noyau présente, même dans des cellules dont l'intégrité est certaine, une structure granuleuse très nette. Celle-ci est peut-être plus évidente encore dans les cellules épidermiques des écailles du bulbe d'*Allium Cepa* (fig. 99, A et B). Mais l'action des fixateurs, c'est-à-dire de réactifs acides, ou celle des traumatismes, accentue encore ces dispositifs (fig. 99, C). Guilliermond a, d'ailleurs, complété

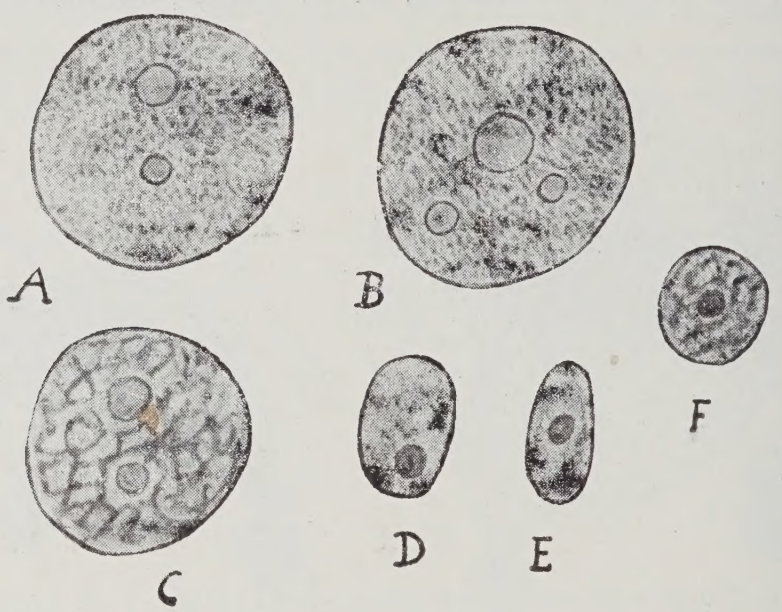


Fig. 99. — A et B, Noyaux des cellules de l'épiderme du bulbe d'*Allium Cepa*, avec leur structure finement granuleuse (sur le vivant). — C, Noyaux coagulé d'une cellule altérée avec structure réticulée. — D et E, Noyaux apparemment homogènes des cellules des feuilles d'*Elodea canadensis*. — F, Noyau de la même feuille, mais altéré et présentant une structure réticulée (d'après Guilliermond, 1930).

ses observations par une étude à l'aide de l'appareil à fond noir : il a reconnu ainsi que les noyaux de Tulipe, d'*Allium Cepa* et d'*Iris germanica* (bractées), présentent, en état de parfaite intégrité, une opalescence plus ou moins marquée, et parfois une structure granuleuse (1) ; à mesure que les noyaux s'altèrent, cette opalescence s'accentue ; et les noyaux morts à la suite du traumatisme ou sous l'action des fixateurs, apparaissent très lumineux et comme remplis de givre. Les alcalis produisent des effets inverses : en tuant la cellule, ils effacent l'opalescence naturelle du noyau, de sorte que ce dernier paraît optiquement vide. Il semble évident que ces phénomènes sont en relation avec la constitution nucléoprotéique du noyau : on sait, en effet, que les nucléoprotéides sont entièrement solubles en milieu alcalin et coagulées par les acides ; la valeur du pH à laquelle

1. L'aspect granuleux, de même que l'opalescence au fond noir, sont des caractères dont l'intensité varie suivant les espèces ; ils sont beaucoup moins marqués, par exemple, chez l'Iris que chez la Tulipe.

commence la coagulation des nucléoprotéides est encore mal connue ; sans doute s'agit-il,de valeurs diverses, changeant avec les grandes unités systématiques, ou même avec les espèces, et peut-être avec les variétés cellulaires. Ces notions ne doivent donc pas être perdues de vue dans l'appréciation exacte des structures nucléaires, car celles-ci doivent évidemment dépendre, dans une certaine mesure, de la concentration en ions H, elle-même variable, du milieu cellulaire. D'ailleurs, les observations ou expériences de Fauré-Fremiet sur le noyau (macronucleus) des Infusoires (Infusoires d'eau douce, 1905, 1908, 1909 ; Infusoires des marais salants du Croisic, 1912) et des cellules salivaires des Notonectes (1910) soulignent, de la manière la plus suggestive, l'influence, sur la structure de cet organite, des interactions entre les nucléoprotéides dont il est constitué, et les facteurs physico-chimiques externes (pH de l'eau ; présence ou absence de ClNa ; température).

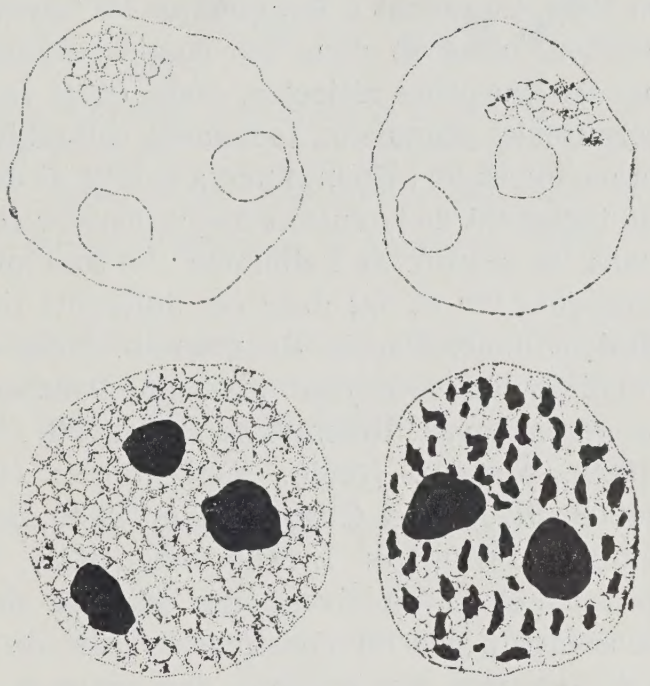


Fig. 100. — *A gauche* : noyaux de *Vicia Faba* ; en haut, *in vivo*, en bas, après fixation par le liquide de Helly (bichromate de potassium-sublimé-formol) et coloration par l'hématoxyline. — *A droite* : noyaux de *Cedrus* ; en haut, *in vivo* ; en bas, après fixation par le liquide de Helly (remarquer les nombreux chromocentres) et coloration par l'hématoxyline (d'après Eichhorn, 1931).

Enfin, les plus récentes recherches sur l'architecture du noyau quiescent sont celles d'Eichhorn (1931) ; celui-ci a reconnu, à son tour, l'existence, dans les noyaux de nombreuses plantes, d'une charpente réticulée de chromatine, charpente dont les caractères peuvent être conservés ou altérés suivant les fixateurs utilisés (fig. 100). Ce réseau, régulier ou irrégulier, peut présenter, par places, des empâtements correspondants aux « pseudonucléoles » de Flemming ; or, c'est un caractère du groupe des Conifères, que la présence, dans les noyaux de toutes les plantes qui la composent, d'un grossier réticulum de chromatine, pourvu d'empâtements nombreux et irréguliers (*Cedrus*, fig. 100) ; à ceux-ci, Eichhorn propose de réserver le terme de *chromocentres*, créé par Baccarini (1908), et correspondant parfaitement au devenir de ces éléments lors de la mitose (Cf. p. 209). Mais Eichhorn remarque, de plus, comme avant lui Guilliermond, que les noyaux de certaines plantes (noyaux des feuilles d'*Elodea canadensis*, par exemple, d'après Guilliermond), apparaissent, *in vivo*, comme *absolument dépourvus de réseau* ; l'étude la plus délicate, la plus attentive, ne permet d'y apercevoir que le ou les nucléoles, noyés dans une caryolymphe homogène (fig. 99, D et E ; fig. 101) ; observés

au moyen de l'appareil à fond noir, ces noyaux se révèlent comme à peine opalescents, ou même optiquement vides. Il s'agit là, évidemment, d'un type de structure nucléaire tout à fait différent de celui qui vient d'être décrit. Or, certains de ces noyaux « homogènes », soigneusement étudiés par Eichhorn, ont été interprétés par lui de la manière suivante.

Les noyaux à prochromosomes

Il semble qu'ils aient été signalés, pour la première fois, par Rosenberg, en 1904. Ce savant a indiqué que les noyaux quiescents de *Capsella bursa-pastoris*, observés dans des coupes colorées d'objets fixés, ne possèdent pas de charpente réticulée, mais, outre le nucléole, un certain nombre de corpuscules granuleux, fortement colorables, situés au contact de la membrane nucléaire ; Rosenberg a trouvé 32 de ces corpuscules dans les noyaux du tégument de l'ovule et du suspenseur de l'embryon, et il en a compté 48 dans les noyaux de l'albumen ; ce sont précisément les nombres chromosomiques ($2n$ et $3n$) dans ces différents tissus. Ces corpuscules correspondraient donc, d'après Rosenberg, à des chromosomes demeurant individualisés dans le noyau quiescent ; l'auteur suédois leur donne le nom de *prochromosomes*. Rosenberg (1904, 1907, 1909), puis J. B. Overton (1905, 1909), Miyake (1905), Yamanouchi (1906), Laibach (1907), Malte (1908, 1910), Von Guttemberg (1909), Stout (1913), Levine (1916), Tischler (1910), de Litardière (1921), Schiller (1928), et d'autres, retrouvent et décrivent des noyaux du type *Capsella*, avec prochromosomes isolés ou anastomosés par de fins tractus, chez des plantes très diverses, appartenant aux groupes des Dicotylédones, des Monocotylédones, des Ptéridophytes, des Rhodophycées. Lundegårdh tente (1910) de vérifier ces observations *in vivo* ; mais il n'obtient que des résultats incertains, et c'est à Eichhorn (1931) que l'on doit des arguments paraissant, pour la première fois, vraiment décisifs, en faveur de la réalité de ce type de structure nucléaire. C'est chez le *Phaseolus vulgaris* et surtout chez les Cucurbitacées, dont il a étudié, seul ou en collaboration avec Franquet, un très grand nombre de représentants, qu'il a obtenu les résultats les plus concluants ; on choisira, comme exemple, les observations réalisées par ces auteurs sur les noyaux de *Cucurbita Pepo*, de *Bolbostemma paniculatum* et de *Thladiantha dubia*. Observés dans la cellule vivante et intacte, les noyaux de ces plantes présentent un nucléole suspendu dans une caryolymphe apparemment homogène ; dans les coupes d'objets fixés, on voit, au contraire, un certain nombre de corpuscules intensément colorés, disséminés dans la caryolymphe (fig. 101) ; le devenir de ces corpuscules au cours de la mitose (Cf. p. 206), montre qu'ils représentent les chromosomes. Or, leur présence, sous forme individualisée, pendant la période de repos, n'est pas artificielle, car il est possible, par certains procédés, de la démontrer dans le noyau à l'état frais : en introduisant un fixateur convenable, entre les lame et lamelle, on voit les prochromosomes se profiler à la surface du noyau, dès que celui-ci est touché par le réactif

si l'on introduit une solution de bleu de méthylène, les prochromosomes apparaissent aussitôt, très faiblement colorés (fig. 101) ; l'instantanéité de ces réactions, la diversité des agents qui les produisent, la constance des

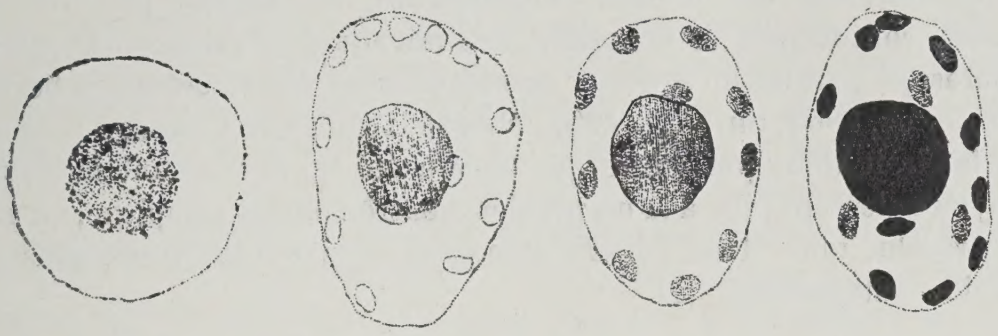


FIG. 101. — *A gauche,* noyau de *Cucurbita Pepo* observé sur le vivant : le nucléole, seul, est visible. Les trois figures suivantes représentent des noyaux de *Thladiantha dubia* observés (de gauche à droite) : après passage d'une solution de bleu de méthylène entre lame et lamelle ; — après passage d'un fixateur convenable entre lame et lamelle ; — après fixation, coupe et coloration. Toutes ces images sont superposables (d'après EICHHORN et d'après EICHHORN et FRANQUET, 1931).

images obtenues, excluent toute possibilité que celles-ci soient entièrement artificielles : le fixateur ou le colorant ne font évidemment qu'accentuer et rendre visible une structure naturellement réalisée.

Les noyaux répondant à d'autres types

Il est impossible de considérer que tous les noyaux répondent à l'un ou à l'autre des types précédemment décrits. On peut admettre que, dans les conditions physico-chimiques généralement réalisées par le protoplasma des Végétaux supérieurs, les noyaux sont, au moins dans les cellules embryonnaires et dans la plupart des tissus, soit du type à réticulum, soit du type à prochromosomes, ce dernier paraissant moins répandu que celui-là. Mais il faut réserver tout ce qui concerne la structure des noyaux des Végétaux inférieurs, noyaux moins indépendants des conditions du milieu et souvent trop petits pour pouvoir être étudiés avec précision (1), tout ce qui concerne aussi la possibilité de structures aberrantes pour les noyaux de certaines cellules hautement spécialisées fonctionnellement. Chez les *Drosera*, par exemple, il semble établi, par les travaux de ROSENBERG et de LEVINE, que les noyaux sont du type à prochromosomes, dans les cellules embryonnaires et dans l'ensemble des

1. Les noyaux des Végétaux inférieurs sont souvent, semble-t-il, dépourvus de réseau chromatique ; on n'y voit qu'un nucléole suspendu dans une caryolymphe d'aspect homogène (*Spirogyra*, von NEUENSTEIN, 1914 ; SCARTH, 1927 ; etc...) ; mais cette simplicité structurale n'est sans doute qu'apparente, au moins dans de nombreux cas ; il suffit de se reporter au Mémoire de MATRUCHOT et MOLLIARD sur le *Stichococcus bacillaris* (1902), pour entrevoir les variations possibles de la structure nucléaire d'un organisme inférieur, suivant les conditions du milieu dans lequel il vit. Chez les Levures et les Endomycétacées, GUILLIERMOND a, d'ailleurs, observé (1902, 1911) des noyaux avec nucléole et charpente chromatique plus ou moins abondante et plus ou moins visible suivant les espèces. Cette structure est, d'ailleurs, générale chez tous les Champignons.

tissus ; toutefois, dans les cellules des tentacules excités par le contact avec une solution de peptone, les noyaux offrent, si l'on en croit miss Huie (1896, 1897, 1899) et Rosenberg, une structure toute différente : ils contiendraient des masses chromophiles irrégulières, plus ou moins allongées, contournées et dentelées. Les noyaux des cellules attaquées par des parasites paraissent souvent présenter aussi des structures aberrantes (W. Magnus, 1900; Shibata, 1902; Němec, 1910 ; von Faber, 1912 ; etc...) Il ne faudrait donc pas croire que tout a été vu concernant la structure du noyau quiescent ; il y a là un problème extrêmement complexe, en grande partie résolu, mais dont l'étude ménagera sans doute encore plus d'une trouvaille intéressante (1).

Les nucléoles

On n'envisagera dans ce paragraphe que les nucléoles vrais, tels qu'on les rencontre chez les Végétaux supérieurs, chez la plupart des Algues et chez les Champignons. Chez de nombreux Protistes et quelques Algues inférieures, les noyaux contiennent, en effet, des corps dont l'aspect rappelle exactement celui des nucléoles des êtres plus élevés en organisation, et qui n'ont, cependant, rien de commun avec ces éléments: ce sont les *nucléoles-caryosomes*, qui seront étudiés plus tard (p. 192 et p. 258). Au cours de cette étude sur les nucléoles vrais, on envisagera successivement leurs formes, leur structure, leur nombre, enfin leur signification physiologique.

Forme des nucléoles. — Les nucléoles sont des éléments bien visibles sur le vivant, grâce à leur réfringence sensiblement plus accusée que celle de l'ensemble du noyau ; ils sont extrêmement stables, et sont, en général, conservés d'une manière correcte par la plupart des fixateurs. Ils affectent, dans la très grande majorité des Végétaux,des formes sphériques ou ovoïdes, parfois irrégulièrement polyédriques. Dans quelques espèces, exceptionnelles à ce point de vue, ils offrent des aspects différents. Ainsi, chez beaucoup de Fougères, il semble que les nucléoles se présentent comme des éléments rubanés, plus ou moins allongés ; c'est le cas réalisé dans les genres *Gymnogramme* (Schottländer, 1892), *Athyrium* (Farmer et Digby, 1907), *Marsilia* (Strasburger, 1907 ; Berghs, 1907).

Dans les objets fixés et colorés, on peut souvent observer que les nucléoles sont séparés du réseau par une auréole plus ou moins large ne retenant pas les colorants. La signification de cette auréole périnucléo-

1. On a souvent tenté de rechercher des relations entre l'architecture du noyau quiescent et la taxinomie, tel ou tel type structural pouvant, dans la pensée de certains auteurs, être considéré comme caractéristique de tel ou tel groupe systématique. Le Mémoire de von Neuenstein indique ce que l'on a obtenu, à ce point de vue, chez les Algues. Il semble, d'autre part, que certaines familles, celles des Cucurbitacées ou des Droséracées, par exemple, soient vraiment caractérisées par des noyaux à prochromosomes, tandis que le groupe des Conifères est caractérisé par des noyaux à charpente pourvue de gros chromocentres. Mais des rapports aussi nets sont loin d'être la règle et, dans la plupart des cas, il faut renoncer, comme l'ont fait Liehr (1916), puis Mlle Klieneberger (1917) pour plusieurs groupes de Monocotylédones, à découvrir une corrélation entre les structures nucléaires et l'ensemble des affinités dont on tient compte en systématique.

laire, qui confère au nucléole un aspect « envacuolé », a été très discutée. Il est à peu près certain qu'il s'agit là d'un phénomène artificiel consistant en une contraction du nucléole sous l'influence des fixateurs. L'auréole périnucléolaire est, en effet, très généralement invisible *in vivo* ; ou, lorsqu'on aperçoit, dans le noyau vivant, une couche d'aspect spécial séparant le nucléole de l'ensemble de la cavité nucléaire, cette apparence n'est qu'un effet d'optique résultant des différences de réfringence entre le nucléole et les autres parties du noyau. D'autre part, il résulte des travaux d'Arth. Meyer que, dans un même objet, les divers fixateurs exercent, sur les dimensions du nucléole et l'apparition, autour de celui-ci, d'une zone non chromophile, un effet très différent : l'acide osmique pur ne contracte que très légèrement le nucléole et ne donne pas lieu à des images de vacuole périnucléolaire. Par contre, le liquide de Flemming qui détermine une contraction de 8 % des nucléoles de *Galtonia*, le mélange de sublimé et d'acide acétique, qui les contracte de 10 %, l'alcool absolu qui les contracte dans une proportion de 15 %, déterminent, d'une manière évidemment concomitante, l'apparition d'une zone périnucléolaire incolore de plus en plus large.

2. *Nombre.* — Dans certaines plantes, on n'observe constamment qu'un seul nucléole par noyau. Dans la plupart des Végétaux, le nombre des nucléoles, au contraire, n'est pas fixe et varie dans de faibles limites : chaque noyau en contient de 1 à 3. Enfin, dans un très petit nombre de cas, les noyaux contiennent normalement de très nombreux nucléoles : c'est le cas, notamment, de certaines Desmidiacées, Characées et Rhodophycées (Van Wisselingh, 1910, 1912 ; Lutman, 1911 ; Schiller, 1912 ; von Neuenstein, 1914).

3. *Structure des nucléoles.* — Les nucléoles présentent, presque toujours, une structure homogène : toute leur masse retient uniformément les colorants. Au microscope à fond noir, ils apparaissent optiquement vides (Guilliermond). Dans d'autres cas, il n'en est pas de même : on observe, dans la profondeur du nucléole, des cavités plus ou moins nombreuses et irrégulières, n'ayant aucune affinité pour les substances tinctoriales et se détachant nettement, comme des trous, sur le fond, demeuré chromophile, du nucléole. Dans d'autres objets encore, la région centrale du nucléole, ou certaines parties à l'intérieur du nucléole, sont moins chromophiles que l'ensemble du corpuscule, ou inversement. La signification de tous ces aspects est encore inconnue ; il y a lieu, d'ailleurs, de supposer que ceux-ci représentent, dans la plupart des cas au moins, des artifices de préparation.

4. *Signification fonctionnelle des nucléoles.* — Dès 1882, Strasburger, et dès 1884, Guignard, admettaient que les nucléoles sont des matières à rôle trophique élaborées dans le noyau. Cette notion a été reprise et précisée par Arthur Meyer et son élève Kiehn, pour qui les nucléoles sont, comme les grains d'amidon, les inclusions grasses, les cristalloïdes protéiques, des éléments « ergastiques » de la cellule. Ils basent cette conclusion sur ce fait, observé par eux, que le volume des nucléoles

est essentiellement variable suivant l'état physiologique de la cellule. Dans un même objet, il augmente quand la cellule est soumise à une nutrition surabondante ; il diminue quand la cellule est soumise, au contraire, à un régime d'inanition. Dans le mésophylle des feuilles de *Galtonia candicans*, par exemple, le volume des nucléoles diminue quand est inhibée la photosynthèse. Si, dans la feuille vivant dans des conditions normales, on exprime ce volume par l'unité, on constate qu'il s'est abaissé à 0,38 dans une feuille maintenue à l'obscurité pendant 36 jours et à 0,18 dans une feuille maintenue à l'obscurité pendant deux mois. Plus suggestives encore sont les variations du volume nucléolaire pendant l'évolution de l'albumen de *Galtonia* ; dans les cellules de l'albumen jeune, les nucléoles mesurent 52 μ, 3 environ ; leur volume s'accroît à mesure que l'albumen se charge de matériaux nourriciers, jusqu'au volume de 101 μ, 3 ; puis il diminue au moment de la formation des parois cellulaires, et surtout au moment de la germination et de l'utilisation des réserves, jusqu'à devenir insignifiant.

On envisagera de nouveau les nucléoles en étudiant la caryocinèse (Cf. p. 222) et les caractères chimiques du noyau (Cf. p. 240).

Les cristalloïdes intranucléaires

La présence de cristalloïdes dans le noyau n'est pas générale, comme l'est celle des nucléoles. De tels éléments ont été décrits, pour la première fois, par Radlkofer, chez *Lathræa Squamaria* (1859) ; ils ont été observés ensuite, chez les Lentibulariacées, famille dans laquelle leur présence est absolument constante, par Klein, en 1878 ; puis ils ont été retrouvés chez des Filicinées, des Gymnospermes, des Dicotylédones, des Monocotylédones enfin, toutes plantes dont la longue liste est donnée par Tischler (1921-22). On envisagera successivement leurs formes et leurs dimensions, leur constitution chimique, enfin leurs rapports avec les nucléoles.

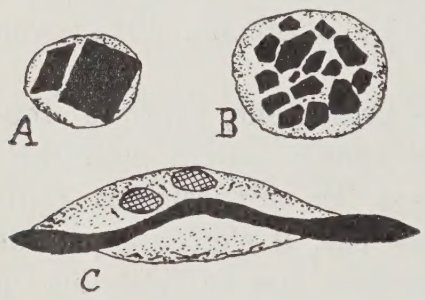


Fig. 102. — Cristalloïdes intranucléaires. — A, chez *Melampyrum arvense*. — B, chez *Melampyrum pratense* (paroi du fruit). — D, chez *Campanula Trachelium* (paroi du fruit) (d'après W. Zimmermann, 1896).

Formes des cristalloïdes. — Leurs formes sont identiques à celles des cristalloïdes extranucléaires : elles sont rhomboédriques, prismatiques, aciculaires ; mais le système dans lequel ces éléments sont cristallisés n'est pas exactement connu.

Nombre et dimensions des cristalloïdes. — Ils sont très variables, et, en général, caractéristiques de l'espèce considérée. Chez *Melampyrum arvense*, les noyaux des cellules parenchymateuses contiennent deux gros cristalloïdes cubiques, occupant presque toute la cavité intranucléaire (fig. 102,A); chez *Melampyrum pratense*, ces éléments sont beaucoup plus petits et plus

nombreux, et occupent, cependant, à eux tous, une moindre partie de la cavité nucléaire (fig. 102, B). Chez *Campanula Trachelium* (épiderme du fruit), les cristalloïdes sont aciculaires, très allongés et leurs deux pointes terminales saillent aux extrémités du noyau qui constitue, autour de leur partie moyenne, un revêtement fusiforme (fig. 102, C).

Constitution chimique. — Ce sont des cristalloïdes protéiques, voisins, chimiquement, des cristalloïdes extranucléaires. La similitude des uns et des autres est, d'ailleurs, bien mise en évidence par une expérience due à Stock ; ce savant a montré que chez un Palmier, *Rivina humilis*, les cristalloïdes sont, dans les conditions normales, exclusivement intranucléaires ; si l'on soumet la plante à une hypernutrition azotée, des cristalloïdes analogues apparaissent, en outre, dans le cytoplasma.

Relations avec les nucléoles. — Les cristalloïdes présentent, avec les nucléoles, des rapports évidents, qui ont toujours été remarqués. Des observations particulièrement précises sont dues, dans cet ordre d'idées, à Arth. Meyer ; dans le mésophylle du périanthe de *Galtonia candicans*, les noyaux possèdent, lorsque l'organe est à l'état jeune, de *gros* nucléoles et de petits cristalloïdes. Au moment de la floraison, la disposition est inverse ; les noyaux contiennent de *petits* nucléoles et de gros cristalloïdes. Des cas analogues d'un balancement nucléolo-cristalloïdien ont été souvent observés ; il semble que, dans certaines conditions, la substance nucléolaire soit susceptible de se dissoudre, pour se concréter de nouveau, mais sous forme cristalline. — Dans un ordre d'idées analogue, Miss Huie a signalé que, dans les poils du fruit de *Scilla patula*, des cristalloïdes protéiques se forment dans le cytoplasme; en même temps, et d'une manière apparemment correspondante, le volume du nucléole diminue dans de fortes proportions.

MOTILITÉ DES NOYAUX

De même que les plastes, les noyaux sont susceptibles de se déplacer au sein du cytoplasma. De tels déplacements sont même très fréquents. Au moment de la fécondation, les noyaux sexuels vont l'un vers l'autre ; ou l'un des noyaux sexuels va rejoindre l'autre, immobile ; le chemin parcouru ainsi peut-être, parfois, relativement long et l'on est même parvenu, dans un cas, à évaluer la vitesse du noyau mobile : chez *Coprinus lagopus*, l'un des noyaux sexuels s'introduit dans l'hyphe haploïde de sexe contraire à la vitesse de 1 mm. à l'heure, suivant les mesures récemment effectuées par Buller (1929). — Les noyaux doivent parfois vaincre, au cours de leurs déplacements, des résistances plus ou moins considérables : les quatre noyaux formés dans une baside émigrent dans les basidiospores ; et chacun doit, au cours de ce mouvement, se déformer en s'effilant en un boyau vermiforme long et ténu pour traverser les tubes extrêmement fins que constituent les stérigmates (fig. 380, 7). On ignore tout du mécanisme de ces déplacements.

LE « NOYAU » DES BACTÉRIES

La présence du noyau paraît être indispensable à la vie de la cellule, ainsi qu'on le montrera plus loin. Il est donc difficile de concevoir des cellules sans noyau. Cependant, HAECKEL avait émis l'opinion que les cellules les plus simples,celles des organismes inférieurs, devaient être dépourvues de noyau, et, à ces masses de protoplasma très primitives, il avait réservé le nom de *Monères*. Or, les progrès de la technique cytologique n'ont pas permis de vérifier cette conception. On a réussi à mettre en évidence un noyau dans tous les Protozoaires qui en paraissaient dépourvus. On en a également trouvé dans tous les Protistes végétaux et, notamment dans les Levures (GUILLIERMOND) que l'on avait crues, pendant longtemps, dépourvues de noyau (fig. 153 et 304). Dans les Cyanophycées, enfin, la question du noyau, si longtemps débattue, a été résolue récemment par l'affirmative, comme on l'indiquera plus loin (p. 200).

Par contre, malgré le nombre considérable de recherches entreprises sur cette question, on n'a jamais pu déceler la présence d'un noyau typique chez les Bactéries. Certains auteurs ont bien décrit, dans ces Végétaux, des corpuscules colorables, dont la présence n'est, d'ailleurs, pas constante, de structure homogène (1) et qu'ils ont interprétés comme des noyaux vrais (Arth. MEYER) ; d'autres ont cru voir, dans ces éléments chromophiles, un corps central analogue à celui des Cyanophycées (BÜTSCHLI) ; mais ces observations n'ont pu être confirmées (2) : D'ailleurs, le fait de l'existence des *virus filtrants*, celui surtout de la possibilité, pour certaines Bactéries, dont le nombre s'accroît à mesure que se multiplient les recherches, d'exister à l'état de *formes filtrantes*, paraît difficilement compatible avec la présence éventuelle, chez ces Etres, d'un noyau individualisé de type courant ; et les travaux récents de HOLLANDE (1931) qui tendent à concilier, avec la prétendue existence d'un noyau chez certaines Bactéries (Bacille d'Eberth, par exemple), le fait de la pulvérisation des cellules en formes filtrantes, ne paraissent pas appuyés sur des données très solides.

D'une manière générale, les Bactéries offrent, au début de leur développement, un cytoplasme homogène, sans inclusions autres qu'un ou plusieurs corpuscules métachromatiques résultant vraisemblablement de la

1. VEJDOVSKY a décrit chez certaines « Bactéries » et STOUGHTON chez *Bacillus Malvacearum* (1930), un corps, unique dans chaque cellule, rappelant d'une manière frappante, par son aspect, un noyau. Mais les « Bactéries » de VEJDOVSKY n'ont pas été déterminées et peut-être ces organismes étaient-ils, en réalité, des Champignons inférieurs ; quant aux intéressantes observations de STOUGHTON, aucun contrôle ultérieur n'en démontre encore la justesse : bien au contraire des observations de, DUFRENOY tendent à faire penser que ce corps n'est pas un noyau, car il serait colorable par le rouge neutre.

2. L'étude cytologique des Bactériacées, indique, par conséquent, que celles-ci, bien que peut-être voisines des Cyanophycées, ne peuvent être classées, pour l'instant, parmi ces Algues (GUILLIERMOND) : celles-ci possèdent, en effet (Cf. p. 200), un noyau dont le comportement spécial n'exclut pas qu'il soit parfaitement individualisé (fig. 104, 10).

précipitation du contenu de petites vacuoles ; à ce stade, et aux stades ultérieurs de l'évolution, ces corpuscules peuvent parfois simuler des noyaux homogènes (fig. 103, 12 et 13) et ont été, plus d'une fois, décrits comme tels. Au moment de la division transversale des cellules, la nouvelle cloison apparaît, en outre, comme un disque très chromophile, sans doute souvent décrit, à tort, comme représentant un noyau et localisé à égale distance de l'une et de l'autre extrémité (fig. 103, 1). A un stade ultérieur, le cytoplasma prend, par suite de la formation de nombreuses petites vacuoles, un aspect alvéolaire : dans la trame cytoplasmique apparaissent alors de très fines granulations, que leurs caractères histo-chimiques ne permettent d'assimiler, ni à des corpuscules métachromatiques, ni à des chondriosomes, mais rapprochent, au contraire, de la chromatine nucléaire (fig. 103, 2 à 11). Certains auteurs (Schaudinn, Swellengrebel, Dobell, Guilliermond), ont observé que ces granulations sont parfois, dans chaque cellule, groupées en spirale (fig. 103, *18*), groupements qu'ils ont considérés comme représentant un noyau rudimentaire. L'étude de Bactéries de grandes dimensions, telles que *Bacillus Bütschlii* et les *Beggiatoa* n'a pas permis d'y observer un noyau typique : ces Bactéries géantes sont donc dépourvues de noyau vrai ; mais, à certains stades au moins, de leur existence, on observe, dans leur cytoplasme, des grains très petits et très avides de teintures basiques (fig. 104, 7,8), pouvant être considérés comme formés d'une matière plus ou moins analogue à de la chromatine (1).

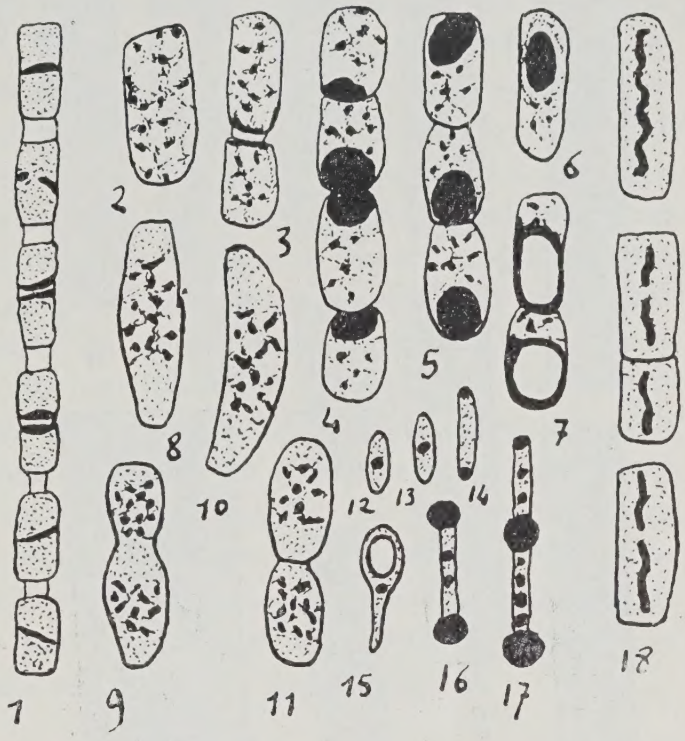


Fig. 103. — Structure des Bactéries. — 1, *Bacillus mycoides* au début du développement. On y observe la formation des cloisons transversales. — 2, *id.*, après 8 heures ; dans le cytoplasme alvéolaire, on observe des granulations. — 3 à 6, formation de la spore. — 7, spore entourée d'une membrane qui fait obstacle à la pénétration des colorants. — 8 à 11, *Bacillus radicosus* au bout de huit heures. — 12 à 14, *Bacillus asterosporus* coloré par une méthode ne manifestant que les corpuscules métachromatiques ; on y voit ces corpuscules au milieu, ou aux pôles de la cellule. — 15, *id.*, avec spore ; un corpuscule métachromatique est visible en dehors de la spore. — 17, *Bacillus alvei* avec corpuscules métachromatiques nombreux, dont quelques-uns dépassent la largeur de la cellule. — 18.Bacille (isolé d'un intestin d'*Echinocardium*) avec spirale chromatique dans chaque cellule (d'après Guilliermond).

1. Tous les groupes de Bactéries n'ont pas été l'objet d'études également approfondies ; il est donc possible que certains de ces organismes présentent une structure un peu différente de celle que l'on vient d'indiquer ; on ne saurait affirmer, par exemple,

En raison de la difficulté de concevoir une cellule absolument dépourvue de noyau, on a donc émis l'hypothèse que la matière nucléaire serait, dans la cellule des Bactéries, incorporée au cytoplasme ; dans des conditions très souvent réalisées, cette matière pourrait précipiter sous forme de grains chromophiles ; l'ensemble de ceux-ci représenterait alors un noyau dissocié, pulvérisé, dispersé dans tout le cytoplasma. Cette hypothèse de la présence, chez de nombreuses Bactéries, chez les Bacilles endosporés, notamment, *d'un noyau à l'état diffus*, hypothèse émise pour la première fois par Schaudinn, puis défendue par Guilliermond, Dobell et Petit, est, d'ailleurs, appuyée par certains faits positifs : chez les Bactéries qui sporulent, une partie des grains chromophiles dispersés dans le cytoplasma, se groupent, parfois, dans chaque cellule, aux endroits où se formeront les spores, c'est-à-dire, généralement, au voisinage des pôles, en une ou deux masses compactes, très avides de colorants, offrant ainsi l'aspect d'un véritable noyau ; c'est autour de chacun de ces groupements que se formera la membrane de la spore. Cette accumulation de grains chromophiles dans le germe dont sortiront les nouvelles générations cellulaires a été considérée comme soulignant l'importance qu'ils présentent pour la cellule bactérienne et constitue un argument en faveur de leur interprétation comme un noyau diffus.

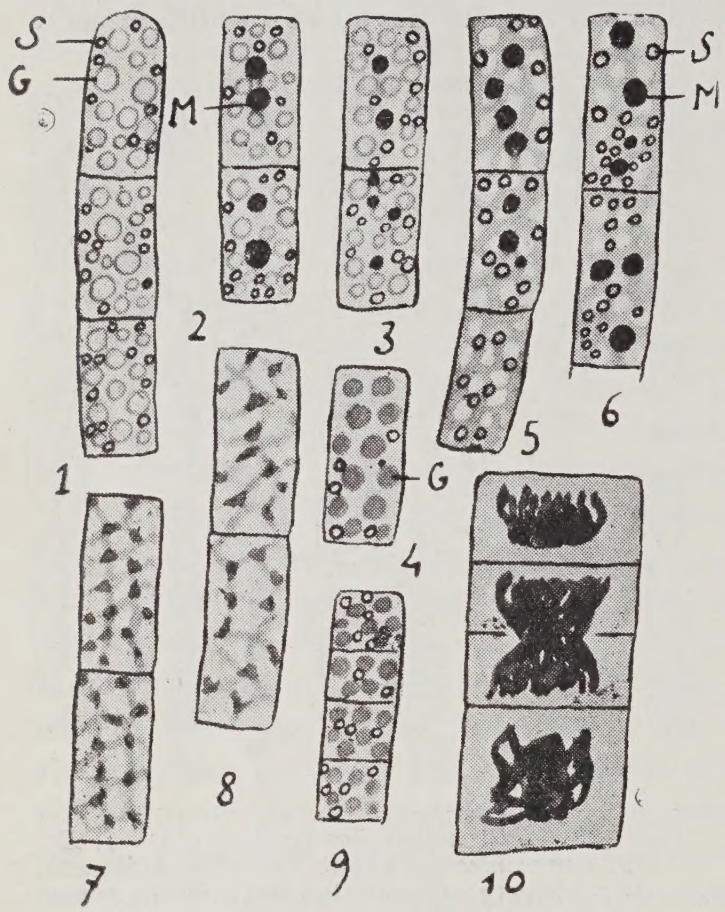


Fig. 104. — Structure des *Beggiatoa*. — 1, Filament observé *in vivo* ; S, grains de soufre ; G, globules lipoïdiques. — 2 à 6, filaments colorés par le bleu de crésyl ; M, corpuscules métachromatiques. — 4 et 9, cellules colorées *in vivo* par le bleu d'indophénol ; G, globules lipoïdiques. — 7 et 8, filaments fixés par le liquide de Perenyi et colorés par l'hématoxyline ferrique, montrant de fines granulations chromatiques. — 10, filament de *Phormidium favosum* (Algue bleue) traité par la même méthode et montrant le corps central et sa division. On voit qu'aucune analogie structurale ne rapproche cette Algue des *Beggiatoa* (d'après Guilliermond, 1926).

que sont inexactes les observations concordantes des auteurs ayant décrit des noyaux vrais dans les Bacilles du groupe *fusiformis* (Hoelling, 1910). D'autre part, des recherches récentes ont démontré l'existence d'un corps central semblable à celui des Cyanophycées dans les Thiobactéries à bactériopurpurine (Guilliermond).

LES DIVERS MODES DE DIVISION NUCLÉAIRE

On distingue généralement deux grands types de division nucléaire : l'*amitose*, mode de division dans lequel n'interviennent pas de filaments ou de grains chromatiques, et la *mitose*, mode de division dans lequel de tels éléments interviennent constamment. En réalité, on a groupé, sous le nom d'amitose, des types de division extrêmement différents, tant par leur mécanisme que par leur signification biologique : certaines amitoses sont, en effet, de simples fragmentations nucléaires ; on les observe, dans certains tissus ou certaines cellules de Végétaux supérieurs, dans des conditions physiologiques spéciales. D'autres amitoses sont, au contraire, le mode de multiplication normal du noyau, dans quelques groupes de Végétaux inférieurs ; ce mode de multiplication présente des caractères extrêmement primitifs, mais est relié, par une série d'intermédiaires, aux types les plus évolués de division nucléaire et doit être étudié en même temps qu'eux. On envisagera donc successivement, et séparément, dans cet exposé, d'abord les phénomènes de fragmentation nucléaire, phénomènes très spéciaux sur la signification desquels on reviendra plus loin, et ensuite les divers mécanismes par lesquels est régulièrement assurée la multiplication des noyaux dans l'ensemble du Règne végétal.

LES PHÉNOMÈNES DE FRAGMENTATION NUCLÉAIRE

Les phénomènes de fragmentation nucléaire ont été surtout observés, chez de nombreux Végétaux supérieurs, dans certains tissus, c'est-à-dire, dans les albumens d'une part, dans les parenchymes d'autre part. On en a signalé également de tout à fait typiques dans les cellules internodales des *Chara*. Ces phénomènes consistent essentiellement en un clivage du noyau en deux moitiés approximativement égales ; ce partage n'est jamais suivi de la formation d'une paroi, de telle sorte que ces processus aboutissent toujours à la constitution de cellules plurinucléées.

Un exemple typique de ces faits a été décrit par Schürhoff dans l'albumen de *Ranunculus acris*. Quand ce tissu ne comprend encore qu'une seule strate, on observe que certains de ses noyaux deviennent géants. La forme de ces noyaux gigantesques est, le plus souvent, sans régularité ; leur périphérie dessine un nombre variable de pseudopodes (Cf. p. 249) ; à leur intérieur existent de nombreux nucléoles. Ces noyaux vont se cliver. Ce phénomène offre ce caractère remarquable d'affecter à la fois l'ensemble des noyaux géants. Chaque noyau-père présente un allongement peu prononcé ; puis une constriction se dessine à sa périphérie, vers sa région médiane ; cette constriction s'approfondit, et le noyau se clive ainsi

par le milieu, tandis que, sur la ligne médiane un mince filament établit encore la liaison entre les noyaux-fils (fig. 105, A). Ce pont se rompt ensuite, et ses restes demeurent quelque temps à l'état d'apophyses saillantes (fig. 105, B), puis disparaissent. Les noyaux-fils, réniformes, restent juxtaposés par leur face concave. On remarquera que les nucléoles ne participent en aucune manière à ce processus ; chaque noyau fils hérite des nucléoles qui se trouvaient dans le territoire correspondant du noyau-père.

Un deuxième exemple est celui qui a été observé par Mc Lean dans le parenchyme cortical de diverses Angiospermes aquatiques. Chez *Hippuris*

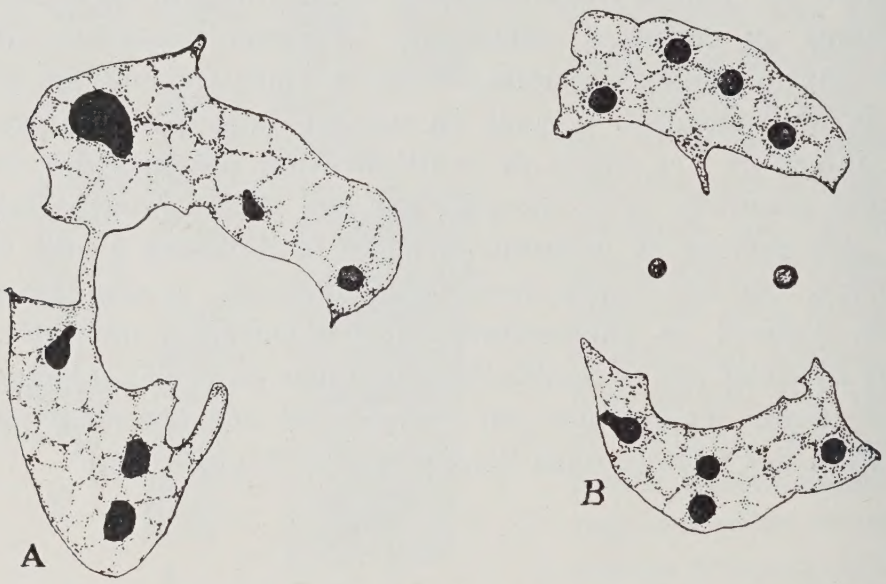


Fig. 105. — Fragmentation du noyau dans l'albumen de *Ranunculus acris*. — A. Noyau en voie de clivage. — B. Noyau clivé : entre les noyaux fils, on aperçoit deux globules isolés ; il s'agit de fragments de substance nucléaire séparés au moment de la rupture de l'isthme qui unissait les moitiés de noyau en voie de clivage (d'après Schürhoff, 1915).

vulgaris, les phénomènes sont particulièrement nets ; mais on les retrouve chez *Myriophyllum proserpinacoides*, *Trapa bilita*, *Elodea canadensis*, *Potamogeton lucens*, *Aponogeton*, etc... et chez des Végétaux terrestres tels que *Dionœa muscipula* et *Polypodium ireoides*. Il ne se produit ici aucune constriction progressive du noyau-père ; mais ce dernier subit un clivage net en deux éléments-fils qui, d'abord plus ou moins mutuellement enlacés, se séparent l'un de l'autre. Ces noyaux provenant d'une fragmentation ont la forme d'un fuseau diversement incurvé, parfois bifide à une de ses extrémités.

Ainsi que l'a fait remarquer Schürhoff, beaucoup de descriptions de processus de fragmentation nucléaire reposent sur des erreurs d'interprétation. On a signalé assez souvent, semble-t-il, des noyaux rapprochés par paires et sur le point de se fusionner, comme des noyaux-fils résultant d'un clivage. Ces phénomènes, qui présentent toujours sensiblement les

caractères décrits dans les deux exemples étudiés plus haut, n'en existent pas moins d'une manière certaine, et l'on indiquera plus loin (p. 249) leur signification physiologique probable.

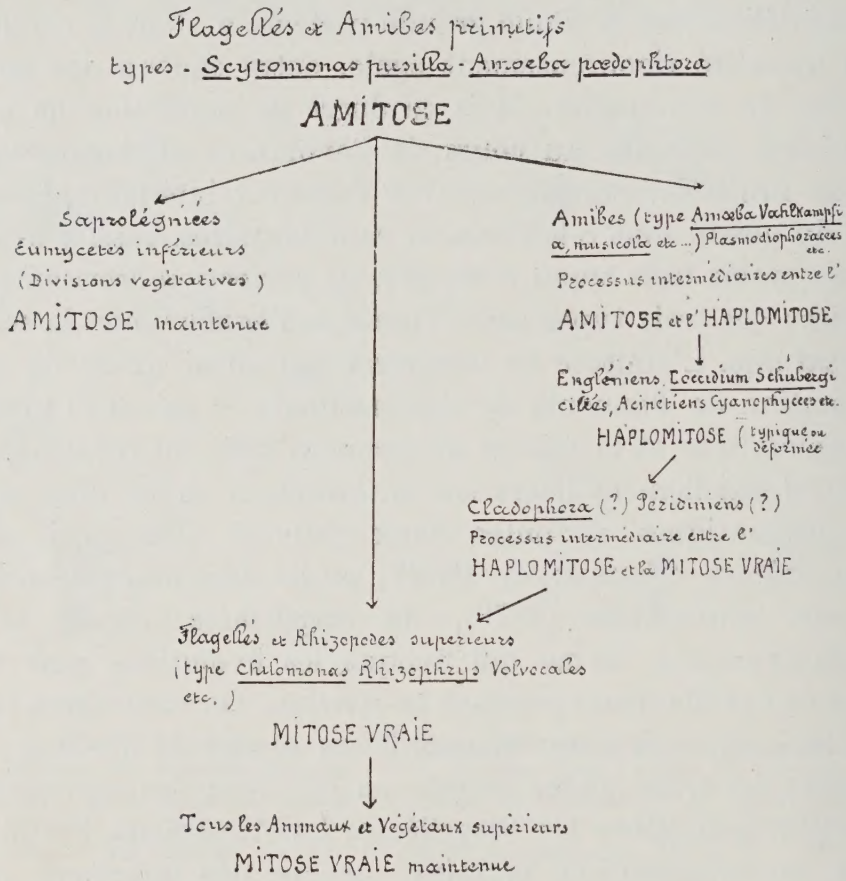
LES PROCESSUS RÉGULIERS DE DIVISION NUCLÉAIRE

Les processus au moyen desquels les noyaux se multiplient régulièrement comportent, chez la plupart des Animaux et des Végétaux, des mécanismes d'une grande délicatesse et d'une grande perfection, dont le résultat est de répartir en quantité rigoureusement égale, entre chacun des noyaux-fils, la chromatine du noyau-père. Mais ce degré de perfection ne paraît pas avoir été réalisé d'emblée au cours de l'évolution phylogenétique. Chez de nombreux Protistes, et chez certains Végétaux inférieurs, les processus de division du noyau sont relativement rudimentaires. Aussi y a-t-il lieu de distinguer au moins trois types normaux, de perfection croissante, de division nucléaire ; ces trois types sont, l'*amitose*, l'*haplomitose*, la *mitose vraie* ou *proprement dite*. L'amitose ne comporte pas, ainsi qu'on l'a déjà indiqué, la formation de filaments de chromatine (α = privatif ; μιτος = filament) ; l'haplomitose et la mitose proprement dite, au contraire, sont des mécanismes essentiellement basés sur la formation et la mise en jeu de filaments chromatiques : toutes deux peuvent être ainsi considérées comme des *mitoses* (Flemming, 1882) ; on les désigne également sous le nom, créé par Schleicher (1878), de *caryocinèse* (καρυον = noyau ; κινησις = mouvement), terme qui évoque les évolutions plus ou moins compliquées de ces filaments pendant la division. On envisagera successivement, dans les pages suivantes, chacun de ces modes de division ; on montrera comment ces trois modes entrent en jeu chez des représentants des groupes les plus primitifs : les Flagellés et les Amœbiens. Parmi les Etres plus élevés en organisation, certains, encore très inférieurs, paraissent avoir conservé, au moins pour leurs divisions végétatives, l'amitose ; d'autres, en très petit nombre, ont recours à l'haplomitose, mécanisme de division nucléaire qui rappelle encore à certains égards, l'amitose ; d'autres enfin, de beaucoup les plus nombreux, ont adopté le mécanisme le plus parfait réalisé chez les Amibes, la mitose proprement dite. Le tableau suivant (p. 192), d'un caractère purement idéal, exprime ces rapports réciproques des divers mécanismes de division nucléaire.

L'AMITOSE

L'amitose est réalisée, avec ses caractères typiques, chez un grand nombre d'Amibes et chez quelques Flagellés ; Chatton en a décrit, en 1910, dans un essai dont on trouvera le reflet dans l'exposé suivant, les diverses modalités. Chez tous ces Etres inférieurs, le noyau quiescent présente

une structure très primitive qui lui a fait parfois donner le nom de *protocaryon*. Un protocaryon est un noyau dans lequel toute la substance chromophile est condensée, à l'état de repos, en un globule volumineux, le *caryosome* ; le caryosome, qui occupe la plus grande partie de la cavité nucléaire, est suspendu dans une matière qui ne fixe pas les colorants ; dans les préparations d'objets fixés, le protocaryon apparaît donc sous l'aspect d'une masse globuleuse intensément colorée, entourée d'une auréole incolore.



Dans les cas les plus simples, l'amitose présente les caractères suivants : le protocaryon, d'abord sphérique, s'allonge et se change en un corps en forme de fuseau ou d'ovoïde ; le caryosome présente le même allongement ; puis, à l'intérieur du noyau fusiforme ou ovoïde, se clive en deux calottes hémisphériques réunies, tout d'abord, par un tractus effilé qui, bientôt, finit par se rompre. Pendant ce temps, l'ensemble du corps nucléaire ovoïde s'est également clivé, coupure séparant ainsi deux noyaux-fils, pourvus chacun d'un caryosome, et dont chacun répond approximativement à une moitié du noyau primitif. Ce mode de division bien étudié, par exemple, par Caullery, chez *Amœba pœdophthora* (fig. 106, *a* à *e*), peut présenter ailleurs certaines variantes de détail par rapport à la description que l'on vient de résumer : il peut arriver, par exemple, que le noyau tout entier, après s'être allongé, s'étrangle en son milieu — caryosome et enveloppe extérieure simultanément —, une rupture se produisant d'emblée au niveau de

a partie effilée ; c'est le cas observé par SCHULZE chez *Amœba polypodia* (fig. 106, *f*, *g*). Chez *Amœba Limax*, var. ε. étudiée par P. A. DANGEARD, le caryosome est, au moment de la division, un corps d'aspect annulaire : la substance colorable paraît s'être condensée à sa périphérie. Ce globule se coupe en deux calottes hémisphériques, qui s'éloignent l'une de l'autre et reconstituent chacune un nouveau noyau (fig. 106, *i* à *l*).

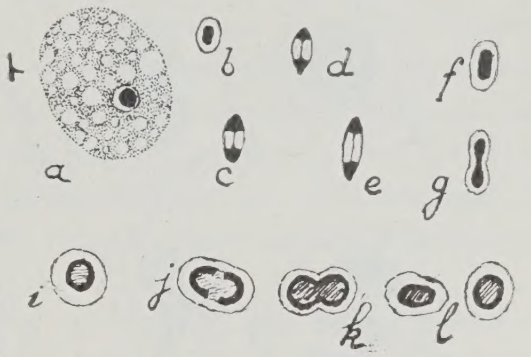


FIG. 106. — Amitose chez les Amibes. — De *a* à *e*, chez *Amœba pœdophthora* (d'après CAULLERY, 1906). — *f* à *g*, chez *Amœba polypodia* (d'après SCHULTZE, 1875). — *i* à *l*, chez *Amœba Limax*, var. ε (d'après P. A. DANGEARD, 1910).

L'amitose, mode normal de division nucléaire chez beaucoup d'Amibes du groupe *Limax*, existe aussi chez certains Flagellés : P. A. DANGEARD l'a signalée (1910) chez *Euglenopsis vorax* et *Scytomonas pusilla* où elle consiste, comme chez *Amœba polypodia*, en un allongement du noyau, allongement particulièrement marqué, bientôt suivi d'une constriction à la partie médiane, puis d'une rupture au niveau de l'amincissement (fig. 107). Or, il est remarquable de constater que ce type très primitif de division nucléaire s'est conservé, en apparence, chez quelques Thallophytes relativement élevés en organisation, au moins dans les cellules végétatives ; chez les Levures, par exemple, le noyau se divise, au moment du bourgeonnement, par un allongement général, suivi d'un étranglement, puis d'une rupture de la partie effilée (cf. fig. 303) ; un tel processus est de règle, d'ailleurs, pour toutes les divisions végétatives du thalle chez les Ascomycètes inférieurs (Endomycétacées, Saccharomycétacées et, sans doute, beaucoup d'Ascomycètes supérieurs).

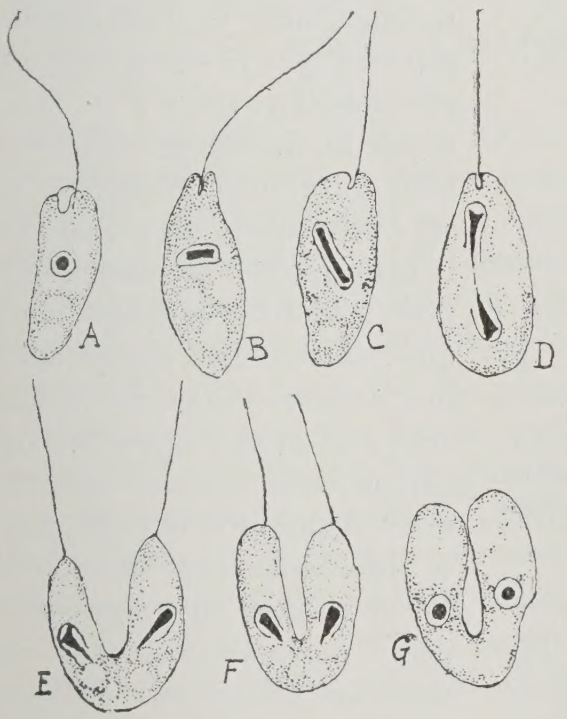


FIG. 107. — Cycle complet de l'amitose chez *Euglenopsis vorax* Klebs. (d'après P. A. DANGEARD, 1910).

L'amitose vraie peut donc se présenter sous des aspects divers qui, malgré des différences de détail, sont tous susceptibles d'une même définition : il s'agit essentiellement d'une coupure du noyau en deux moitiés approximativement égales, et sans qu'interviennent de filaments chromatiques.

Les amitoses que l'on vient de décrire sont des amitoses typiques, les plus simples. Or, chez certaines Amibes du groupe *Limax*, on observe

un mode de division nucléaire un peu moins rudimentaire. De bons exemples de ces faits sont fournis, soit par *Amœba mucicola* (Chatton, 1910), soit par *Amœba Vahlkampfi*, espèce étudiée par Vahlkampf. Chez cette

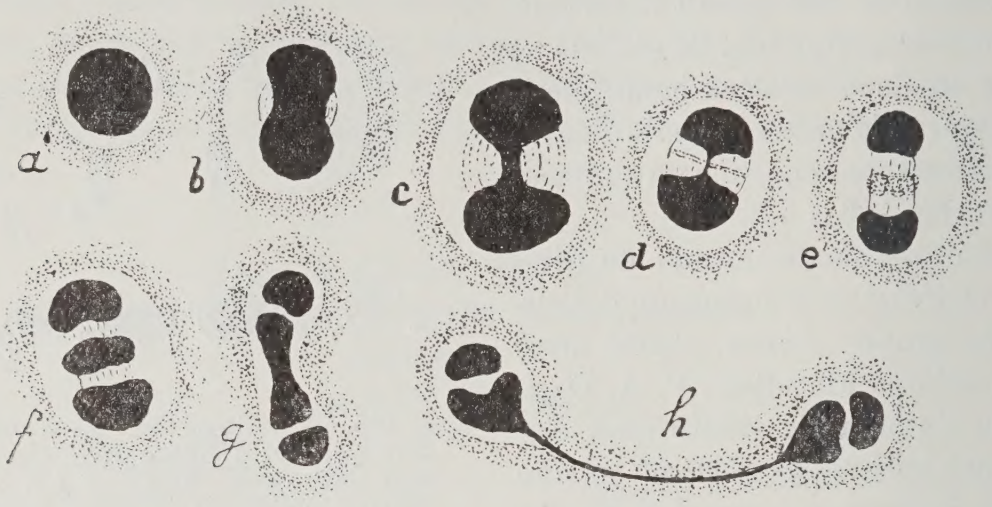


Fig. 108. — Division nucléaire chez *Amœba Vahlkampfi* (d'après Vahlkampf, 1905, *in* Chatton, 1910).

dernière Amibe, la division du noyau comporte toujours un clivage du caryosome en deux calottes (fig. 108, *a* à *c*), comme chez *Amœba pœdophthora* ; mais, de plus, un amas de matière très chromophile vient s'accumuler, au moment de la division, à égale distance entre les deux calottes séparées par le clivage du caryosome (fig. 108, *d* à *f*) ; cette masse intermédiaire, constamment surmontée, à chacune de ses extrémités, par l'une et l'autre moitié du caryosome-père, s'allonge, en même temps que l'ensemble du noyau, subit une constriction graduelle (fig. 108, *g* et *h*) et finit par se couper en deux moitiés sensiblement égales qui vont, chacune, se confondre avec la moitié, toute voisine, du caryosome-père, reconstituant ainsi un nouveau caryosome de type banal. Ce mode de division est encore une amitose, puisqu'aucun filament chromophile ne s'est formé ; mais, en raison de l'intervention de cet amas colorable situé à égale distance des deux extrémités de la figure amitotique, puis divisé transversalement, c'est une amitose relativement compliquée. Des amitoses de ce type sont extrêmement

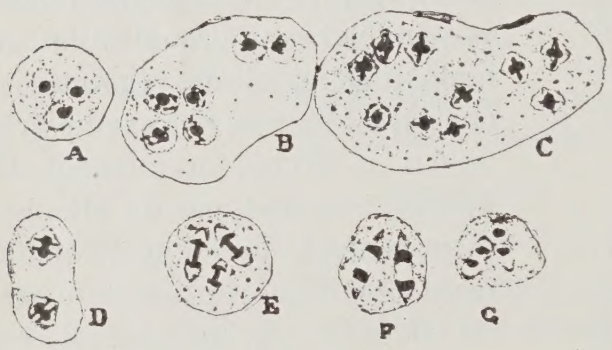


Fig. 109. — Stades successifs de la division nucléaire (phase schizogonique) chez *Sorosphaera Veronicae* (d'après Maire et Tison, 1909). — A. Noyaux quiescents. — B. Début de la division : de la matière chromatique est visible, dans la cavité nucléaire, autour du caryosome. — C. La matière chromatique se dispose en anneau autour du caryosome étiré en haltère (*figures cruciformes*). — D. L'anneau de matière chromatique s'est biparti et les anneaux-fils se séparent.— E. Les anneaux-fils, arrivés aux pôles de la figure de division, se soudent aux extrémités du caryosome allongé. — F. Le caryosome s'est coupé transversalement et ses moitiés sont désormais confondues avec la matière chromatique des anneaux. — G. La figure de division est séparée, par une mince cloison, en un couple de noyaux-fils.

fréquentes chez les Amibes ; souvent, l'amas de chromatine situé à égale distance des caryosomes-fils est réduit à une plaque mince ou à un anneau ; plaque ou anneau, avant de subir le clivage transversal, offrent, de profil, l'aspect d'un bâtonnet ; celui-ci est alors croisé à angle droit avec le caryosome en voie de division et qui affecte souvent l'aspect d'un haltère ; des figures cruciformes caractéristiques prennent ainsi naissance. Ces figures cruciformes sont visibles, non seulement chez beaucoup d'Amibes, mais encore chez d'autres Protistes et, notamment, chez certaines Plasmodiophoracées, lors de la phase schizogonique (1) : *Plasmodiophora Brassicae*, *Sorosphaera Veronicæ* (fig. 109), *Tetramyxa parasitica* (Prowazek, 1905 ; Maire et Tison, 1908, 1909, 1911).

Il est possible d'observer, en outre, chez ces espèces, que le suc nucléaire présente, au moment de la division, d'abord de chaque côté de l'étranglement subi par le caryosome, puis entre les deux caryosomes-fils, une orientation en lignes, disposées de manière à constituer un faisceau fusiforme ou cylindrique ; l'amas chromatique intermédiaire qui intervient dans la division se dispose dans la partie moyenne de ce faisceau, c'est-à-dire, si celui-ci est fusiforme, dans sa partie la plus renflée ; les lignes, qui résultent, semble-t-il, d'une modification locale du suc nucléaire, constituent le prototype du *fuseau*, cet élément dont le rôle est si constant et si important dans toutes les mitoses.

L'HAPLOMITOSE

P. A. Dangeard a créé le terme d'*haplomitose* pour désigner un mode relativement primitif de division nucléaire, étudié par lui chez divers Protistes et notamment chez les Eugléniens. L'haplomitose comporte la formation et la mise en jeu de filaments chromatiques, les *chromospires* ; ce mode de division paraît donc être bien différent de l'amitose. En réalité, amitose et haplomitose sont deux processus distincts, mais entre lesquels on peut trouver des termes de passage.

Une haplomitose très simple, rappelant à beaucoup d'égards l'amitose, parait être réalisée chez certaines Amibes, telles qu'*Amœba diplomitotica* (de Beaurepaire Aragão, 1909) et *Amœba Vahlkampfi* : cette dernière espèce, chez laquelle on peut étudier à la fois un type compliqué d'amitose et un type primitif d'haplomitose serait donc, du point de vue de la phylogénie des phénomènes de division, un objet remarquable. Cette haplomitose d'*Amœba Vahlkampfi* présente les caractères suivants : entre les deux moitiés à peu près hémisphériques résultant du clivage du caryosome globuleux, se disposent, dans la région la plus renflée, équato-

1. *Lors de la phase sporogonique*, en effet, les mitoses seraient, d'après Maire et Tison, des mitoses vraies, peut-être de caractère hétérotypique. Chez la Levure *Schizosaccharomyces octosporus*, on observe aussi, d'après Guilliermond (1917), des mitoses vraies, dont les premières sont peut-être hétérotypiques, *dans les cellules où vont se former les ascospores* ; or, dans les cellules végétatives, la division nucléaire des Levures paraît correspondre à une amitose (Cf. p. 193).

riale, du fuseau, non plus une masse chromophile indivise, comme dans le cas décrit plus haut, mais *trois bâtonnets chromophiles* (fig. 110, A), Ces bâtonnets sont disposés parallèlement au grand axe du fuseau, c'est-à-dire avec leurs extrémités dirigées vers les pôles. Ils présentent bientôt une constriction à leur partie moyenne, puis une rupture se produit au niveau de cet étranglement ; les trois bâtonnets sont ainsi sectionnés *transversalement* en deux moitiés approximativement égales ; trois de ces moitiés montent, le long des lignes fusoriales, vers un pôle ; les trois autres montent vers l'autre pôle (fig. 110, B). Elles se confondent alors avec les caryosomes-fils. Cette haplomitose est donc à peine distincte d'une amitose ; elle diffère du dernier cas d'amitose décrit dans le précédent paragraphe uniquement par ce fait que, à l'équateur du fuseau, ce sont trois bâtonnets séparés et non plus un unique amas, qui subissent la division transversale.

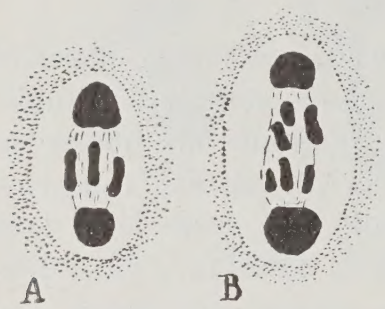


Fig. 110. — Division nucléaire chez *Amœba. Vahlkampfi* (second mode). — Les trois bâtonnets chromatiques dans la région équatoriale du fuseau. — B. Six bâtonnets, résultant de la coupure transversale des précédents, s'éloignent en deux groupes de trois (d'après Vahlkampf, 1905).

Dans l'haplomitose vraie, ayant acquis ses caractères définitifs, les éléments chromatiques ne sont pas réduits, comme dans le cas primitif que l'on vient de décrire, à de courts bâtonnets ; ce sont, au contraire, le plus souvent des fils flexueux, lisses ou moniliformes et, dans la plupart des cas, leur nombre est trop élevé pour pouvoir être évalué avec précision : ces filaments constituent les *chromospires*. Cette apparition des chromospires, phénomène qui distingue essentiellement l'haplomitose de l'amitose, est, d'après les recherches de Chatton, corrélatif de modifications très importantes dans la disposition du noyau quiescent. Dans les protocaryons qui se divisent par amitose, *toute* la matière colorable est condensée sous forme d'un caryosome. Dans les noyaux qui se divisent par haplomitose, la matière chromophile n'est pas toute entière dans le caryosome ; on observe à côté de celui-ci, dont le volume est relativement réduit, dans le noyau au repos, des éléments colorables, disposés sous des formes d'ailleurs mal définies, et c'est aux dépens de ces éléments chromophiles extra-caryosomiens que paraissent se constituer, en grande partie au moins, les chromospires. L'apparition de filaments chromatiques, au cours de la phylogenèse des processus de division nucléaire, est donc nettement concomitante d'une *involution du caryosome*. Ainsi comprise, l'haplomitose présente les caractères suivants. Au sein du noyau en imminence de division, des filaments, le plus souvent si nombreux qu'il est impossible de les compter, se forment aux dépens de l'ensemble chromophile, qui occupe, autour du caryosome, la plus grande partie du noyau au repos (fig. 111, A, B et C). Puis le noyau s'étire ; les chromospires, d'abord embrouillées (fig. 111, D et G), s'ordonnent parallèlement les unes aux autres et au grand axe de l'ovoïde allongé qu'est à ce moment le noyau ; une constriction se dessine ensuite

à l'équateur de ce dernier, qui revêt ainsi l'aspect d'un haltère ; simultanément, toutes les chromospires se coupent *transversalement* (fig. 111, E et H) et chacune de leurs moitiés longitudinales passe (fig. 111, F) dans le renflement formé par l'extrémité correspondante du noyau (1). Enfin, l'isthme, toujours plus ténu, unissant ces deux parties dilatées, finit par se rompre. Le caryosome se comporte, pendant ces processus, comme au

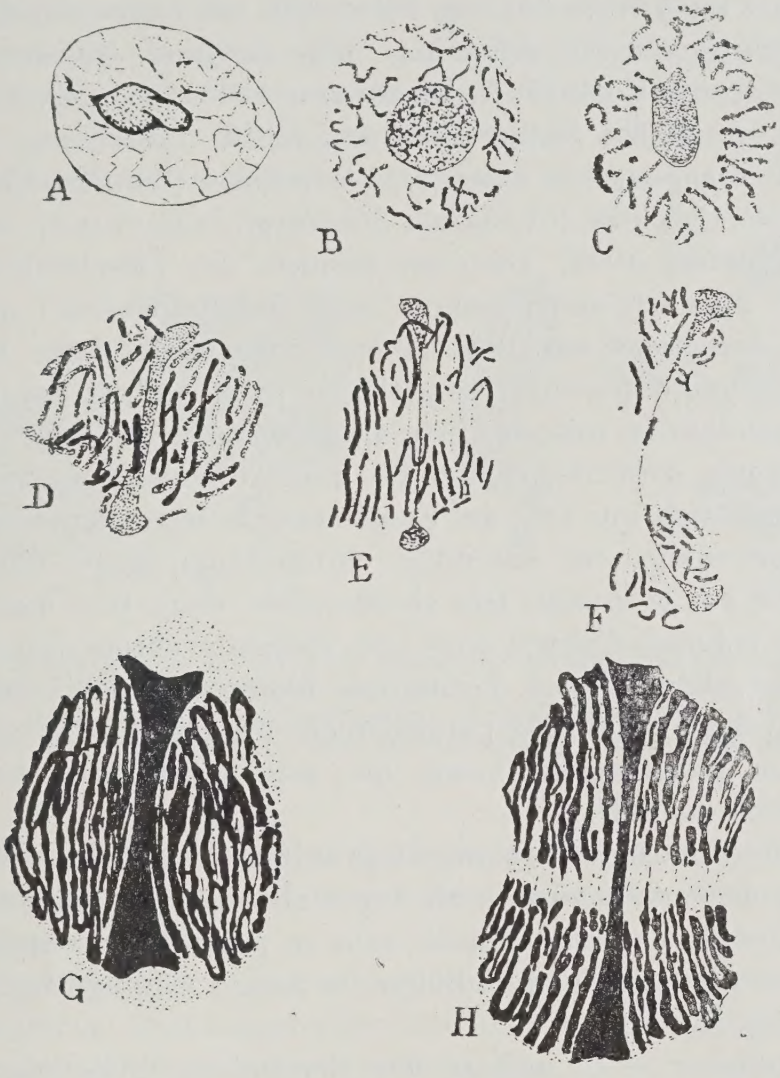


Fig. 111. — Haplomitose des Eugléniens. — A. à F. Divers stades de l'haplomitose chez *Euglena viridis* (d'après Tschenzoff, 1916). — G et H. Le faisceau des chromospires, avant et après la coupure transversale chez *Euglena sp.* (d'après Arm. Dehorne, 1920).

cours de l'amitose : il s'allonge en même temps que le noyau, prend, quand ce dernier subit la constriction équatoriale, la forme d'un sablier, puis finit par se partager en deux moitiés équivalentes. Ainsi naissent deux nou-

1. C'est cette coupure *transversale* que l'on considère ici comme le caractère essentiel des éléments appelés chromospires et de l'haplomitose elle-même ; ce mécanisme, manifestement rudimentaire, n'assure pas, en effet, à chaque noyau-fils, un lot rigoureusement identique de filaments chromatiques, comme le fait la mitose vraie grâce au clivage longitudinal des chromosomes. Cette définition de l'haplomitose est donc indépendante de toutes conceptions relatives à l'état de la matière chromatique dans le noyau quiescent, indépendante aussi de la présence ou de l'absence d'un caryosome et du comportement de celui-ci pendant la mitose.

veaux noyaux dans lesquels les chromospires se fondent en un ensemble réticulé ou granuleux, tandis que le caryosome se ramasse en un globule sphérique.

L'haplomitose, avec les caractères que l'on vient de définir, paraît être réalisée d'une manière particulièrement typique (fig. 111), chez les Eugléniens (*Euglena*, *Trachelomonas*, *Phacus*), où elle a été l'objet des recherches de P.-A. Dangeard (1900, 1910), de Tschenzoff (1916), d'Arm. Dehorne (1920), et chez les *Astasia* (Bélar, 1915). Elle est réalisée aussi, mais avec des caractères légèrement différents, dans certaines divisions du micronucleus d'Infusoires Ciliés (P. A. Dangeard, 1900, 1911 ; Calkins et Cull, 1907 ; Cépède, 1909 ; Fauré-Fremiet, (1910) ; Stevens, 1910 ; Arm. Dehorne, 1920), peut-être chez les Acinétiens (Bernard Collin, 1912), chez certaines Coccidies (*Coccidium Schubergi*, Schaudinn), enfin chez les *Aggregata* (Moroff, 1908). Dans ces derniers cas, l'haplomitose comporte une division du caryosome, comme chez les Eugléniens ; mais chez les Ciliés et les Acinétiens auxquels allusion vient d'être faite, le caryosome est, dans le noyau quiescent, très petit, ou même nul, et l'on n'en observe plus trace pendant la mitose. Cette différence mise à part, l'haplomitose de ces Infusoires présente, comme l'a montré Arm. Dehorne, les mêmes caractères essentiels que celle des Eugléniens : le noyau quiescent contient, outre le caryosome, un ensemble chromatique, assez réfringent pour être distingué sur le vivant, très chromophile, donc très distinct dans les préparations colorées d'objets fixés ; ces éléments chromatiques s'alignent, à la prophase, de manière à former des filaments, moniliformes ou lisses ; ces chromospires s'ordonnent parallèlement les unes aux autres de manière à former un écheveau fusiforme qui sera coupé *transversalement*, au niveau de son équateur.

Il est, enfin, une série d'autres Etres inférieurs chez lesquels la division nucléaire paraît correspondre à des types aberrants d'haplomitose, c'est-à-dire se rapprocher de l'haplomitose, sans en présenter rigoureusement tous les caractères : ce sont les Péridiniens, certaines Conjuguées, et toutes les Cyanophycées (1).

1. *Péridiniens.* — La mitose des Péridiniens (*dinomitose*) se révèle comme une véritable haplomitose d'après les travaux de Jollos sur les *Ceratium* (1910) et de Chatton sur les Péridiniens parasites (1918). Chez ces derniers (*Oodinium*, *Blastodinium*, *Syndinium*), le noyau quiescent, toujours très volumineux, présente une structure granuleuse ; dans les périodes de division, les mitoses se succèdent très rapidement ; l'état quiescent n'est alors jamais atteint et le noyau offre un aspect filamenteux. Au moment même de la division, ces chromospires se disposent en un écheveau allongé, qui se scinde par le milieu (fig. 112). Chez *Syndinium*, et chez *Hematodinium* (Chatton et Poisson, 1930), les chromosomes, cordons épais, verruqueux, sinueux, courant entre les deux pôles de la figure

1. Liste qu'il faudra sans doute compléter ; on y aurait ajouté, d'après Ishikawa (1921), les Bangiales (*Porphyra*), si P. Dangeard n'avait contesté ensuite (1927) les résultats obtenus par cet auteur.

mitotique et coupés transversalement à la métaphase, sont en petit nombre : il en existe 10 chez *Syndinium* , 5 chez *Hematodinium* et ces chiffres paraissent constants (fig. 112, B à F).

Chez les *Ceratium* étudiés par Borgert (1910), chez *Ceratium hirundinella*, étudié par Géza Entz (1921), l'haplomitose présenterait, si les descriptions de ces auteurs sont exactes, une complication : les innombrables chromospires subiraient d'abord, tandis qu'elles sont encore emmêlées dans la cavité du noyau, *un clivage longitudinal* ; ensuite, conformément à la règle générale, elles se disposent, tout en demeurant longitudinalement fissurées, et sans que leurs moitiés s'écartent, en un faisceau qui ne tarde pas à subir la coupure transversale ordinaire (1). Dans chacun des noyaux-fils, les moitiés longitudinales se séparent enfin.

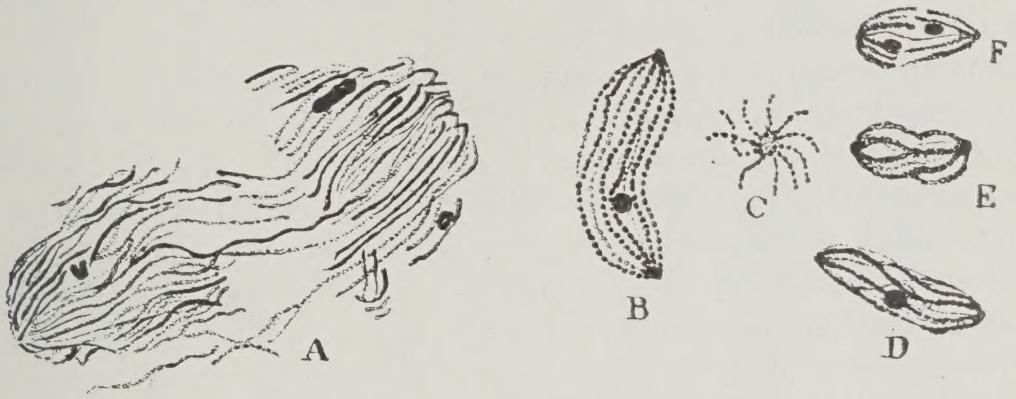


Fig. 112. — Dinomitose. — A. Dans un sporocyte de *Blastodinium crassum* (d'après Chatton, 1918). — B et C. Dans le plasmode de *Syndinium turbo* ; C, vue polaire, montrant les 10 chromospires moniliformes (d'après Chatton, 1918). — D, E, F. Divers stades de la dénomitose chez *Hematodinium Perezi* (d'après Chatton et Poisson, 1930).

2. *Conjuguées.* — La mitose des *Spirogyra* a été l'objet de très nombreux travaux, et on peut, semble-t-il, la considérer, jusqu'à nouvel ordre, comme une haplomitose aberrante.

Chez les *Spirogyra*, le noyau au repos se présente comme un élément ovoïde ou fusiforme dans lequel existe une inclusion globuleuse, bien visible *in vivo* grâce à sa réfringence assez accusée, bien visible aussi après fixation et coloration, grâce à son affinité pour les colorants basiques. Dans l'espace de la cavité nucléaire qui entoure ce globule à aspect de nucléole ou de caryosome, on n'observe aucun élément figuré, ni chromophile. Or, l'étude de la division de ce noyau présente les plus grandes difficultés. Un seul fait paraît certain : tous les éléments chromophiles qui, par la mitose, sont répartis dans chacun des noyaux-fils, dérivent *exclusivement* du globule visible au milieu de la cavité nucléaire.

Dans l'ordre morphologique, Meunier (1887), Moll (1893), et surtout

1. Tschenzoff, puis A. Dehorne, ont observé aussi, le premier chez *Euglena viridis*, le second chez une des espèces indéterminées d'Euglènes étudiées par lui, des images analogues de chromospires fissurées longitudinalement. Cette « division longitudinale inefficace » (Dehorne), qui n'exclut jamais la coupure transversale, et n'est, d'ailleurs, pas constante, correspond, d'après Dehorne, à un mode d'équilibre « entre la substance chromatique et le suc nucléaire à un moment donné ».

Henneguy (1896). ont si nettement aperçu cette origine des éléments chromophiles, qu'ils considéraient ce nucléole chromatinien comme représentant le véritable noyau ; quant à la masse protoplasmique, ovoïde et limitée par une fine membrane, entourant ce vrai noyau, elle serait « une partie accessoire surajoutée » à ce dernier, « une sorte de loge » constituée autour de lui au milieu de la cellule (Henneguy) ; cette conception ne présente sans doute qu'un intérêt historique, car il est beaucoup plus vraisemblable que le globule chromophile duquel naissent les chromosomes des Spirogyres est un caryosome comparable, dans une certaine mesure, à celui des protocaryons étudiés plus haut. *Dans l'ordre physico-chimique*, Tröndle a montré (1912) que le « nucléole » des Spirogyres présente tous les caractères microphysiques et microchimiques des chromosomes des Végétaux supérieurs et serait essentiellement formé de chromatine. Il est vrai que Czurda a combattu ces conclusions (1922).

Quant au comportement des éléments chromatiques issus de ce nucléole-caryosome, il est encore inconnu. Des travaux de Mitzkewitsch (1898) et de Berghs (1906), les meilleurs, semble-t-il, qui aient été publiés sur cette question (1), il ressortirait que les éléments chromatiques, granuleux ou filamenteux, ne tarderaient pas à se diviser ; mais il n'a pas été possible de déterminer avec certitude les modalités de ce clivage ; les éléments-fils (chromospires ? chromosomes ?) montent alors, en deux groupes approximativement égaux, vers les pôles, où ils se tasseront pour reconstituer deux nouveaux nucléoles. Pendant toute la durée de ce processus, les éléments chromatiques paraissent être enrobés dans une matière peu colorable (colorable en rose pâle par la safranine), amorphe, homogène, qui proviendrait, elle aussi, dans de nombreux cas au moins, du nucléole-caryosome, et contribuerait, à la télophase, à reconstituer les nucléoles-fils. Il ressort avec évidence de cette description que la mitose des Spirogyres est encore extrêmement mal connue.

3. *Cyanophycées.* — C'est en admettant l'existence, chez ces Algues, d'un type aberrant d'haplomitose, qu'il est possible d'expliquer, d'une manière paraissant rationnelle, la structure de leurs cellules. La cellule des Cyanophycées présente, en effet, au premier abord, des caractères singuliers qui ont excité, pendant longtemps, la sagacité des cytologistes : elle comporte une partie centrale, incolore, le « *corps central* », entourée d'une écorce de teinte bleu vert. Le corps central est constitué par un réseau fortement chromatique dans un suc hyalin ; il renferme, en outre, des corpuscules métachromatiques. La présence de ces corpuscules, analogues à ceux que l'on rencontre dans les vacuoles des Champignons, a dérouté les auteurs ; aussi le corps central et l'écorce ont-ils été diversement interprétés. Massart, puis Alfred Fischer, par exemple, ont considéré le corps central comme un lieu d'accumulation de réserves nourricières, l'écorce correspondant selon Fischer, à un

1. Cf. encore sur la mitose somatique des Spirogyres : Strasburger, 1882 ; Flemming, 1882 ; Degagny, 1890 ; 1894 ; 1895 ; 1896 ; van Wisselingh, 1890, 1900, 1920 1921 ; Miss Merriman, 1916.

volumineux chromatophore. Le corps central serait, pour Fischer, constitué par un glucide hypothétique, appelé *anabœnine*, et possédant une vive affinité pour les colorants nucléaires ; le réseau et les corpuscules métachromatiques constitueraient deux aspects un peu différents de ce

Fig. 113. — Structure des Cyanophycées. — 1 à 3, trichomes de *Phormidium favosum* colorés vitalement par le bleu de méthylène ; on y voit, dans la couche corticale, de petites vacuoles à métachromatine, ponctiformes ou allongées. — 4 à 7, *id*, colorés post-vitalement : le corps central y prend une teinte diffuse. — 8 à 10, *id.*, fixés par le formol et colorés par le bleu de méthylène : la fixation a déterminé la précipitation de la métachromatine des vacuoles sous forme de corpuscules qui ont émigré dans le corps central. — 11 et 12, *id.*, fixés par le liquide de Perenyi et colorés par l'hématoxyline ferrique, montrant le corps central et sa division. — 13 et 14, trichomes de *Phormidium Retzii*, colorés vitalement par le bleu de méthylène : la métachromatine est localisée dans la couche corticale. — 15 et 16, *id.*, fixés par le formol et colorés par le bleu de méthylène : les corpuscules métachromatiques sont ici restés localisés dans la couche corticale. — 17, *id.*, fixé par le liquide de Perenyi et coloré par l'hématoxyline au fer. — 18, trichome d'*Oscillatoria ornata*, coloré vitalement par le bleu de méthylène. — 19, *id.*, fixé par le formol et coloré par le bleu de méthylène : la métachromatine a été artificiellement entraînée dans le corps central, où elle a précipité. — 20, *id*, fixé par le liquide de Perenyi et coloré par l'hématoxyline ferrique (d'après Guilliermond, 1926).

glucide. Ce lieu d'accumulation de réserves, qui présente une grande ressemblance avec un noyau et se divise, pendant le partage cellulaire, par un processus rappelant la mitose (« *Kohlhydratemitose* » de Fischer)

correspondrait, d'après cet auteur, à un état primitif et rudimentaire de la structure cellulaire ; mais il suffit de supposer la matière de réserve constitutive du corps central (*anabœnine*) remplacée par des nucléoprotéides, pour que l'apparition du noyau soit réalisée. A. Meyer, enfin, a assimilé le corps central à une vacuole. Cette théorie, de même que d'autres, moins étranges, ne sont plus admises aujourd'hui. Les travaux de Bütschli, Nadson, Hegler, Wager, Kohl, Philips, Olive, Guilliermond, Swellengrebel, A. Dehorne, etc..., ont démontré que le corps central présente les caractères morphologiques d'un noyau ; et que la couche corticale ne peut être considérée comme un chromatophore, mais représente le cytoplasme lui-même. Guilliermond a fait ressortir que les corpuscules métachromatiques (anabœnine de Fischer) aperçus dans le corps central, après fixation, sont des artifices de préparation résultant de la précipitation de la métachromatine contenue dans de petites vacuoles situées dans la couche corticale entourant immédiatement le corps central (fig. 113). Enfin, Poljansky et Petruschewsky ont pu obtenir récemment la réaction « nucléale » de Feulgen (cf. p. 242) au niveau du corps central. Celui-ci est donc, en réalité, un noyau, mais un noyau sans membrane et dans lequel la présence de nombreux filaments ou chromospires, irrégulièrement pelotonnés, confèrent un aspect aberrant. Au moment de la division des cellules, bien étudiée surtout par Guilliermond, dont les observations ont été confirmées par A. Dehorne, ces filaments sont orientés plus ou moins parallèlement, de manière à former un écheveau qui subit d'abord une constriction dans sa région moyenne, puis finit par se scinder en deux parties approximativement égales (fig. 114). Ce sont là des caractères qui ne sont pas sans rappeler ceux de l'haplomitose et indiquent un processus analogue. D'autre part, comme l'a constaté Guilliermond, ces divisions se succèdent très rapidement ; c'est pourquoi le noyau, ne revenant jamais vraiment à l'état de repos, conserve toujours une structure filamenteuse ·

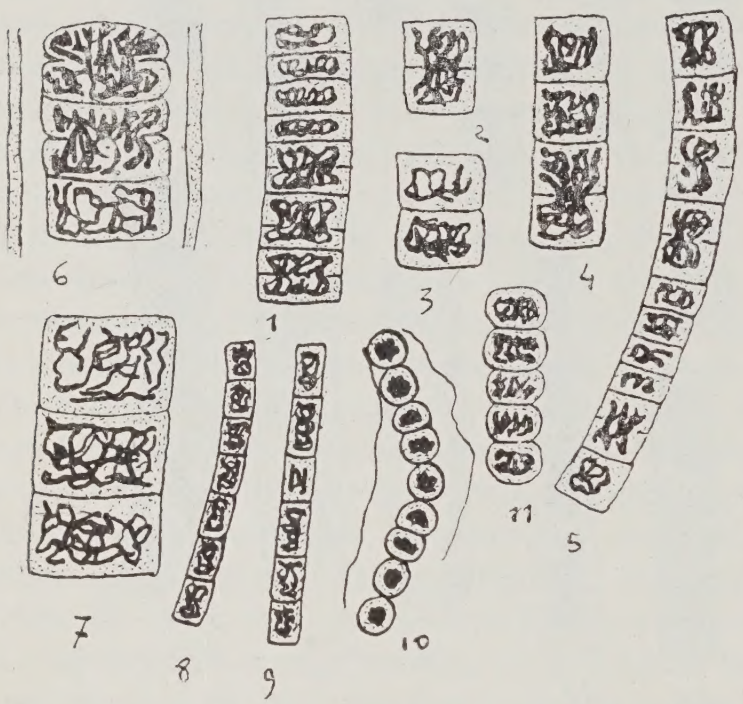


Fig. 114. — Division nucléaire des Cyanophycées. — 1 à 5, *Calothrix pulvinata*. — 6 et 7, *Scytonema circinatum*. — 8 et 9, *Microcoleus chtonoplastes*. — 10, *Nostoc verrucosum*. — 11, *Nostoc* sp. Partout on constate la présence d'un corps cental corrrespondant au noyau et constitué par un réseau chromatique situé dans un nucléoplasme hyalin. — Dans les figures 1, 2, 4, 5, 6 et 10, on observe des stades de division du corps central (d'après Guilliermond, 1906).

fait paraissant comparable à celui qu'a signalé CHATTON chez les Péridiniens parasites (Cf. p. 198).

LA MITOSE VRAIE

Chez la plupart des Végétaux et des Animaux, les corps se formant au sein du noyau qui va se diviser sont des bâtonnets ou des filaments, assez peu nombreux, le plus souvent, pour être exactement comptés ; on peut ainsi reconnaître que, dans chaque espèce stable, animale ou végétale, ces corpuscules sont, à toutes les divisions nucléaires, et d'une manière absolument constante, en nombre fixe (1) ; au moment de la caryocinèse, les noyaux du Lis blanc (*Lilium candidum*) par exemple, donnent naissance, dans tous les organes végétatifs de la plante, en toutes saisons, en tous lieux, toujours, à 24 bâtonnets de chromatine ; l'Erable (*Acer platanoides*) en possède constamment 22, la Tomate (*Solanum Lycopersicum*) 12, l'Oseille (*Rumex acetosa*) 8, le Champignon provoquant la Rouille du Blé (*Puccinia Graminis*) 2, etc... En outre, ces corpuscules ne sont pas, comme les chromospires, voués à subir une coupure transversale, en un point approximativement situé en leur milieu ; ils sont destinés à présenter une division longitudinale les partageant ainsi en deux moitiés exactement égales ; c'est, d'ailleurs, ce mécanisme rigoureux qui assure la fixité constante du nombre de ces corpuscules. On réserve à de tels éléments le nom de *chromosomes* (WALDEYER, 1888), et la division du noyau comportant des chromosomes est la mitose vraie ; elle représente, en effet, le type le plus parfait et le plus général de ce mode de division nucléaire (2). On envisagera d'abord, dans cet exposé, les caryocinèses, encore mal connues, de certains Végétaux inférieurs, caryocinèses qui paraissent correspondre à des types rudimentaires de mitoses vraies ; puis on décrira les diverses modalités des mitoses parfaites.

Les mitoses rudimentaires

Chez les Cladophoracées et, peut-être, chez les Desmidiacées, la caryocinèse paraît être une mitose vraie, c'est-à-dire comporter un *clivage longitudinal*, exclusif de toute coupure transversale, des filaments chromatiques ; mais son allure générale évoque encore l'haplomitose.

La mitose des Cladophoracées a été étudiée par NEMEC (*Cladophora*, 1910), CARTER (*Cladophora* et *Rhizoclonium*, 1919), DE T'SERCLAES (*Cladophora*, 1922), SCHUSSNIG (*Cladophora*, 1923). Tous ces auteurs s'accordent pour reconnaître à la mitose de ces Algues un caractère archaïque très

1. Deux fois plus nombreux, pour chaque espèce, dans le sporophyte que dans le gamétophyte. Pour le développement de cette notion essentielle, cf. p. 814.

2. P. A. DANGEARD avait créé, pour désigner la mitose vraie et l'opposer à l'haplomitose, le nom de *téléomitose* (τελεος = dernier, final ; la téléomitose est le type achevé des processus mitotiques) qui n'a pas été maintenu dans la nomenclature cytologique.

marqué ; la cavité nucléaire est toujours individualisée et subit les mêmes changements de forme que dans l'haplomitose typique : elle s'allonge en ovoïde, puis subit une constriction équatoriale et prend l'aspect d'un haltère, dont la partie effilée ne tarde pas à se rompre. Le nucléole offre la même évolution, c'est-à-dire s'allonge, se renfle aux extrémités et se coupe transversalement, comme dans l'haplomitose. Mais les conclusions diffèrent concernant le comportement des éléments chromatiques ; Němec, Carter, de T'Serclaes admettent que ces éléments, toujours filamenteux, seraient en nombre défini (64 chez *Cladophora glomerata*, suivant de T'Serclaes), et subiraient, à l'équateur de la figure de division, un clivage longitudinal à la suite duquel leurs moitiés seraient dissociées et emportées vers les pôles opposés ; ce serait donc là une mitose vraie, même si, comme l'admet Schussnig, le nombre des éléments clivés longitudinalement, c'est-à-dire des chromosomes, n'est pas rigoureusement fixe. De la mitose des Cladophoracées, il paraît possible de rapprocher celle de certains Rhizopodes ou Amibes libres, du Rhizopode *Chlamydophrys stercorea*, par exemple (Doflein, 1909) (1).

La mitose des Desmidiacées est encore très mal connue, malgré les travaux de Miss Acton (1916) et de Lutman (1911), sans doute en raison surtout de l'extrême petitesse des figures. Il semble, toutefois, démontré par les recherches de ces auteurs que, dans l'ensemble, la caryocinèse de ces Algues, marquée par une disparition de la membrane nucléaire et du nucléole, et la formation d'un fuseau, n'offre plus rien qui rappelle avec évidence l'haplomitose ; on touche ici à la mitose parfaite. — De la mitose des Desmidiacées, peut-être faut-il rapprocher celle de certains Flagellés, tels que *Chilomonas Paramœcium*, étudié par P. A. Dangeard.

Les mitoses parfaites

Elles sont réalisées chez la plupart des Animaux et des Végétaux. Leurs caractères essentiels sont la fixité du nombre des chromosomes et le fait que ces éléments évoluent dans un milieu différencié, le *fuseau achromatique*. Dans le cadre de cette définition générale, on peut distinguer plusieurs variétés de mitoses ; on en décrira deux dont l'importance, dans le Règne végétal, est essentielle : *la mitose des Végétaux supérieurs* sera la première envisagée, parce qu'elle est la mieux connue ; ensuite on étudiera ce que l'on connaît des mitoses des *Champignons* et des *Algues* les plus élevés en organisation.

La mitose des Végétaux supérieurs.

Les objets servant à l'étude de la caryocinèse somatique chez les Végétaux supérieurs sont surtout les méristèmes situés à la pointe des racines

1. On remarquera, dès maintenant, et mieux encore plus loin (cf. p. 257 à 260), l'intérêt présenté par les Amibes du point de vue des phénomènes mitotiques. Les Amibes constituent, en effet, comme l'a bien souligné Chatton (1910), un groupe indifférencié, dont certains représentants se divisent par amitose, tandis que d'autres se divisent par haplomitose, et d'autres encore par mitose vraie.

et des tiges, c'est-à-dire des groupes de cellules embryonnaires qui, par leur prolifération, déterminent la croissance de ces organes ; ces cellules se divisent très activement et, dans une coupe d'un méristème normal, on est assuré de rencontrer de nombreuses images des diverses phases de la caryocinèse.

La mitose vraie, dont les traits essentiels ont été fixés, chez les Végétaux, par les recherches de STRASBURGER, de GUIGNARD et de GRÉGOIRE, est, en effet, un processus très complexe, dans lequel on a fini, après diverses discussions, par distinguer quatre phases successives.

I. *La prophase.* — Les phénomènes se déroulant à la *première phase* de la caroycinèse, appelée *prophase* par STRASBURGER (1884), sont encore mal connus, malgré les innombrables études dont ils ont été l'objet. Les images cytologiques se rapportant à cette phase sont, en effet, extrêmement complexes ; aux premiers stades, elles se composent, souvent, soit d'un amalgame presque indéfinissable de grains présentant toutes les formes et toutes les dimensions, soit d'un ensemble de filaments tortueux dont on ne peut savoir s'ils sont anastomosés ou seulement superposés, s'ils correspondent à des fragments isolés ou aux replis d'un long cordon continu. En outre, tous ces aspects peuvent varier considérablement, non seulement suivant les espèces, mais encore, dans une même plante, suivant les fixateurs utilisés. On conçoit que de telles images ne puissent être facilement expliquées et soient susceptibles de mener à des conclusions tout à fait erronées, surtout si, comme dans un trop grand nombre de travaux, la technique, ou l'interprétation des coupes, ne sont pas conduites avec assez de rigueur et de prudence.

Il est impossible de rappeler tous les travaux grâce auxquels ont été précisées les notions relatives à la prophase de la caryocinèse. Il suffira d'indiquer que les recherches de STRASBURGER (1884, 1889, 1895, 1905), de GRÉGOIRE, (1903, 1904, 1906, 1912, 1912, 1913) et de leurs élèves (J. B. OVERTON, 1893, 1905, 1909 ; Cl. MÜLLER, 1912 ; WYGAERTS, 1903, 1904 ; MARTINS MANO, 1905 ; BERGHS, 1909 ; SHARP, 1914, 1929 ; DE SMET, 1914), en permettant de fixer, d'une manière exacte, malgré tant de descriptions incorrectes, les grands traits de la prophase, ont très largement contribué à éclaircir et à préciser les problèmes à résoudre ; ils ont ainsi préparé le terrain à des études plus approfondies encore et d'un caractère plus général : celles de DE LITARDIÈRE sur la caryocinèse des Filicinées (1920), basées sur une technique excellente et des interprétations très sûres, sont actuellement la plus brillante réalisation dans ce nouveau type de recherches. C'est surtout d'après ces travaux de DE LITARDIÈRE, et d'après ceux, tout récents et importants aussi, d'EICHHORN (1931), que sera conduit l'exposé suivant. Les belles recherches de MARTENS doivent être également consultées à ce point de vue, encore qu'elles intéressent plus spécialement la structure du noyau quiescent (Cf. p. 177) et celle des chromosomes (Cf. p. 238).

La prophase est essentiellement la phase de la mitose dans laquelle les chromosomes sont ébauchés, puis définitivement façonnés, à partir du

complexe chromophile existant à l'état de repos : moment essentiel de l'évolution des chromosomes, auquel DE LITARDIÈRE, après VEJDOVSKY (1907), réserve le nom d'*anachromase*. C'est-à-dire que les phénomènes d'anachromase sont évidemment en relation avec le dispositif affecté par la chromatine dans le noyau quiescent ; et, à ce point de vue, on peut établir deux types bien distincts de prophase, suivant que, dans le noyau au repos, existent des prochromosomes ou, au contraire, un ensemble réticulo-granuleux.

FIG. 115. — *A gauche*, noyau de la Cucurbitacée *Thladiantha dubia* à l'état de repos entre deux mitoses consécutives (interphase, cf. p. 174). — *A droite*, prophase chez la Cucurbitacée *Bolbostemma paniculatum* : les prochromosomes se groupent vers le centre du noyau, autour du nucléole (d'après EICHHORN et FRANQUET, 1931).

A. *La prophase dans les noyaux à prochromosomes.* — Elle a été bien décrite par DE LITARDIÈRE chez *Azolla caroliniana*, *Salvinia auriculata* et *S. natans*, *Cyperus fuscus* et divers *Carex* ; SCHILLER a retrouvé (1928) les mêmes phénomènes chez *Capparis spinosa* et EICHHORN chez une série d'autres plantes à prochromosomes (*Phaseolus vulgaris*, nombreuses Cucurbitacées). Les prochromosomes, appliqués contre la face interne de la membrane nucléaire, deviennent, s'il y a lieu, indépendants les uns des autres par suite de la disparition des anastomoses qui les réunissaient ; mais on sait que l'existence de telles anastomoses n'a rien de constant. Ensuite, ces éléments se détachent de la membrane nucléaire et vont se grouper vers le centre du noyau (fig. 115), sans qu'il soit possible d'affirmer s'ils sont alors clivés ou non (Cucurbitacées, EICHHORN). Dans certains cas, ils s'allongent d'abord jusqu'à revêtir l'aspect de très courts bâtonnets, bientôt nettement fissurés longitudinalement (*Azolla*, DE LITARDIÈRE, fig. 116) ; puis ils finissent par se disperser dans la cavité du noyau. Enfin, on constate parfois que, durant ces processus, la chromaticité des prochromosomes s'accroît. Dans les noyaux de ce type, la prophase offre donc des caractères relativement très simples : tout se passe comme si les prochromosomes devenaient directement chromosomes.

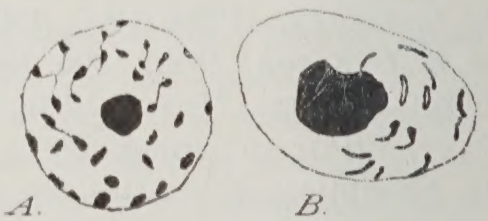


FIG. 116. — A, noyau d'*Azolla caroliniana* à l'état de repos entre deux mitoses. — B, noyau de la même plante au stade de la prophase (fixation par le liquide de Benda ; d'après DE LITARDIÈRE, 1921).

B. *La prophase dans les noyaux à chromatine réticulée ou grumeleuse.* — Elle présente des caractères beaucoup plus complexes et offre, d'ailleurs, des modalités qui peuvent différer considérablement suivant les espèces. Chez les Fougères, DE LITARDIÈRE distingue trois modalités ou types différents d'anachromase, modalités qu'il retrouve chez diverses Angiospermes ; un quatrième type de prophase paraît, d'après EICHHORN, être caractéristique des Conifères. Ces quatre modalités vont être successivement décrites.

a) Type *Pteris cretica.* — Le noyau qui va se diviser contient, outre un ou deux nucléoles, des filaments de chromatine, noueux, longs et ténus, reliés par de très fines anastomoses (fig. 117, A). Celles-ci disparaissent dès le début de la mitose ; les filaments, désormais isolés, deviennent légèrement plus courts et, perdant leurs nœuds, plus réguliers : ce sont les chromosomes (fig. 117, B). Bientôt, apparaissent, dans l'épaisseur de chacun d'eux, de petites fentes orientées longitudinalement, fentes qui s'allongent, puis se rejoignent et forment ainsi une fissure longitudinale ; le chromosome se trouve dès lors clivé en deux moitiés égales (fig. 117, C).

Il semble que ce type *Pteris cretica* soit relativement peu répandu ; DE LITARDIÈRE l'a observé, toutefois, chez de nombreuses Polypodiacées, et peut-être chez quelques Renonculacées, telles que *Ranunculus aquatilis* et *R. Flammula.* Chez les *Equisetum* étudiés par EICHHORN (1927), le réseau chromatique du noyau en imminence de division est beaucoup plus serré, semble-t-il, que chez *Pteris* ; lors de la prophase, ses mailles s'élargissent, puis ses travées se découpent directement en un grand nombre de petits chromosomes filamenteux qui ne tardent pas à s'épaissir, mais ne manifestent aucun indice de fissuration (fig. 118, *a* à *e*).

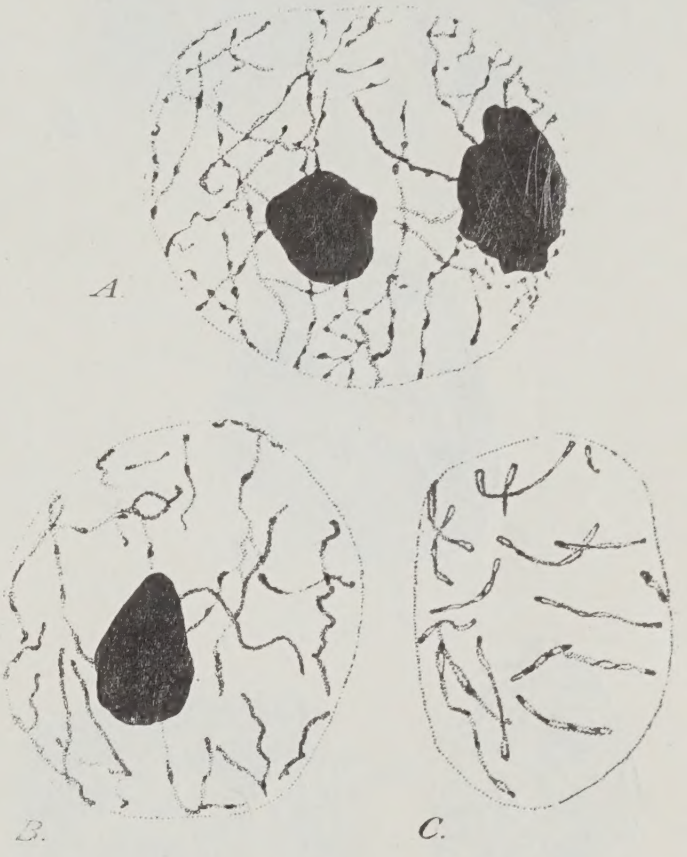


FIG. 117. — Prophase chez *Pteris cretica.* — A, noyau en imminence de division. — B, début de la prophase. — C, fin de la prophase : les chromosomes sont clivés longitudinalement. — A et B, d'après des objets fixés par le liquide de Flemming (fort) ; C, après fixation par le liquide de Benda (d'après DE LITARDIÈRE, 1921).

b. Type *Hymenophyllum tunbridgense.* — Les phénomènes de la prophase sont ici plus complexes. Le noyau contient, au moment où il va se diviser, un ou plusieurs nucléoles et un réseau de chromatine (fig. 119, A) ; au début de la prophase, certaines travées de ce réseau deviennent plus épaisses, tandis que d'autres s'amincissent, puis disparaissent ; le réseau se disloque ainsi en un certain nombre de bandes réticulées, constituées, dans les cas les plus simples, par une file d'alvéoles juxtaposés : on réaliserait une imitation grossière de ce processus en donnant, au hasard, quelques coups de ciseaux dans un échantillon de tulle (fig. 119, B). Ces processus s'accentuent ; les alvéoles disparaissent par résorption de l'une ou de l'autre des travées les limitant (fig. 119, C) ; et

l'on n'observe plus, dans le noyau, que des filaments en zigzag (fig. 119, D) ; ceux-ci s'étalent, deviennent lisses et, dans chacun d'eux, apparaissent les boutonnières axiales, bientôt confluentes (fig. 119, E) ; ici encore, la prophase s'achève par le clivage longitudinal des chromosomes (fig. 119, F).

Le type *Hymenophyllum tunbridgense*, caractérisé par la formation de bandes alvéolées, puis de filaments en zig-zag, paraît être très répandu. De Litardière l'a observé chez plusieurs autres espèces d'*Hymenophyllum*, chez divers *Trichomanes*, chez *Leptopteris superba*, *Osmunda cinnamonea* et *O. regalis*. Avant lui, Grégoire et Wygaerts (1903), puis Grégoire (1906) avaient, pour la première fois, vu et décrit les mêmes modalités d'anachromase chez *Trillium grandiflorum* et *Allium Cepa*; Sharp, chez *Vicia Faba* (1913, 1929), *Tradescantia virginiana* (1920), *Marsilia quadrifolia* (1914), Kuwada chez *Vicia Faba* (1921), de Litardière (1921) et J. B. Overton (1911, 1922) chez *Podophyllum peltatum*, Eichhorn chez *Vicia Faba*, *Allium Cepa* et *Hyacinthus orientalis* (fig. 120), ont également observé des processus de ce type.

Fig. 118. — *a*, noyau au repos, et *b*, *c*, *d*, *e*, stades successifs de la prophase, chez *Equisetum arvense* (d'après Eichhorn, 1927).

c) Type *Blechnum occidentale*. — De Litardière a observé chez cette espèce, chez quelques Marattiacées et chez *Trichomanes radicans*, des modalités d'anachromase *intermédiaires* entre celles du type *Pteris* et celles du type *Hymenophyllum* ; c'est-à-dire que le réseau de l'état quiescent se disloque, à la fois, en filaments grêles et noueux et en bandes alvéolées ; ceux-là, raccourcis et régularisés, deviennent directement des chromosomes ; celles-ci perdent leurs alvéoles et les filaments en zig-zag ainsi formés, redressés, deviennent, à leur tour, des chromosomes bientôt longitudinalement fissurés.

d) Type *Pinus Pinea*. — Il a été distingué et décrit, pour la première

fois par Eichhorn. Le réseau se disloque et s'ordonne en travées filamenteuses, en même temps que, sur celles-ci, la substance des chromocentres (Cf. p. 179) paraît s'écouler (fig. 121, *6* à *11*). Ainsi se forment des filaments minces, tortueux, uniformément et intensément colorés (fig. 121, *12*, *14*), qui s'épaississent, se raccourcissent et deviennent des chromosomes (fig. 121, *13*, *15* et *16*). Or, ces chromosomes restent, jusqu'à la fin de la prophase, parfaitement entiers : ils ne présentent aucun indice de

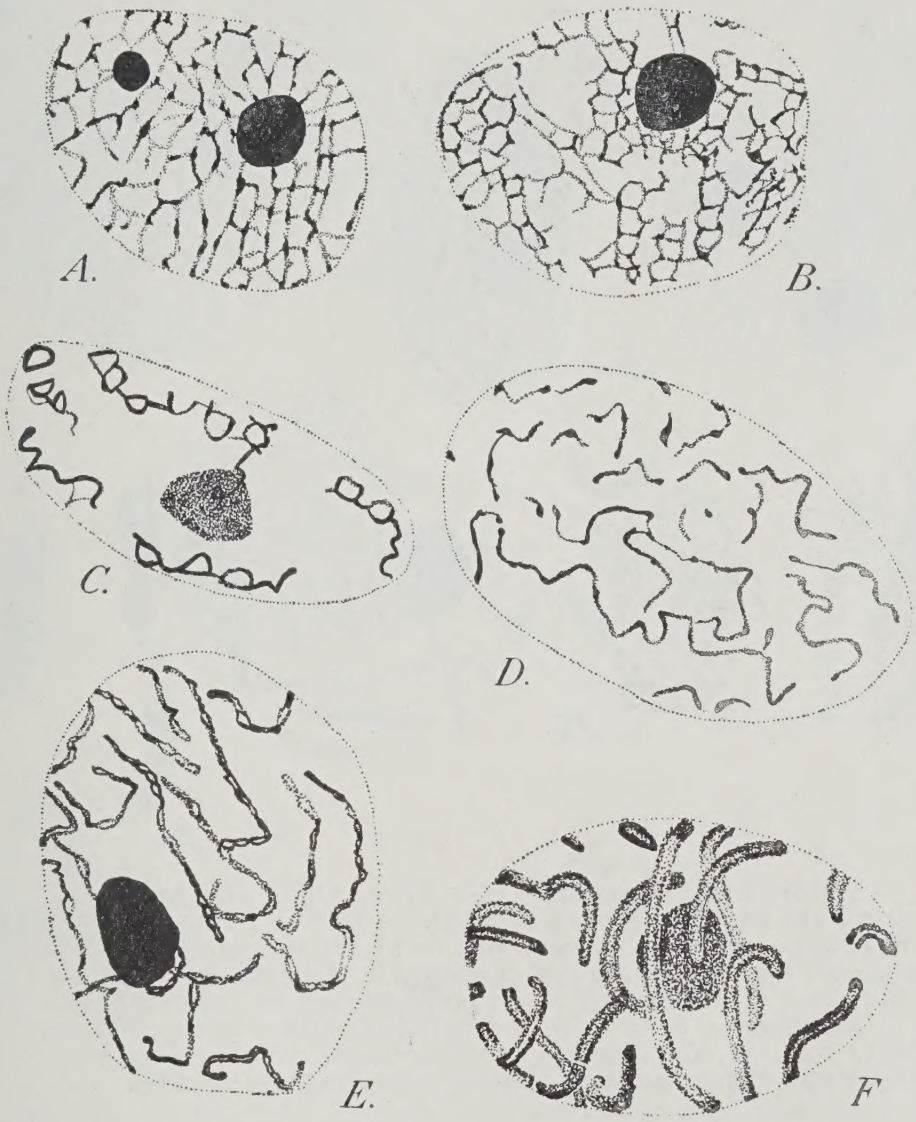


Fig. 119. — Prophase chez *Hymenophyllum tunbridgense*. — A, noyau en imminence de division. — B, C, D, formation des chromosomes. — E, F, clivage des chromosomes (fin de la prophase). (Fixation par le liquide de Benda ; d'après de Litardière, 1921).

fissuration. C'est là un caractère fondamental des modalités prophasiques de *Pinus Pinea*.

Ces modalités existent, d'ailleurs, ainsi qu'Eichhorn l'a reconnu, chez tous les Conifères (*Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Cedrus*, *Larix*, *Sequoia*, *Cupressus*, etc...). Par contre, *Ginkgo biloba*, Gymnosperme si spéciale à tous égards, se distingue, au point de vue de la mitose, de tous les Conifères : la prophase paraît y répondre au type *Hymenophyllum* (fig. 122).

Telles sont les principales modalités prophasiques observées chez les Végétaux vasculaires ; leur connaissance ne suffit pas, toutefois, à donner une idée exacte et complète du premier stade de la caryocinèse et quelques remarques générales doivent être ajoutées ici.

1. Il faut noter, tout d'abord, que les cinq types de prophase distingués ci-dessus ne sont pas toujours très facilement reconnaissables ; ils ne sont pas, en effet, constamment réalisés à l'état pur et l'on peut observer des modalités mixtes intermédiaires. Ainsi, le type *Blechnum* constitue déjà

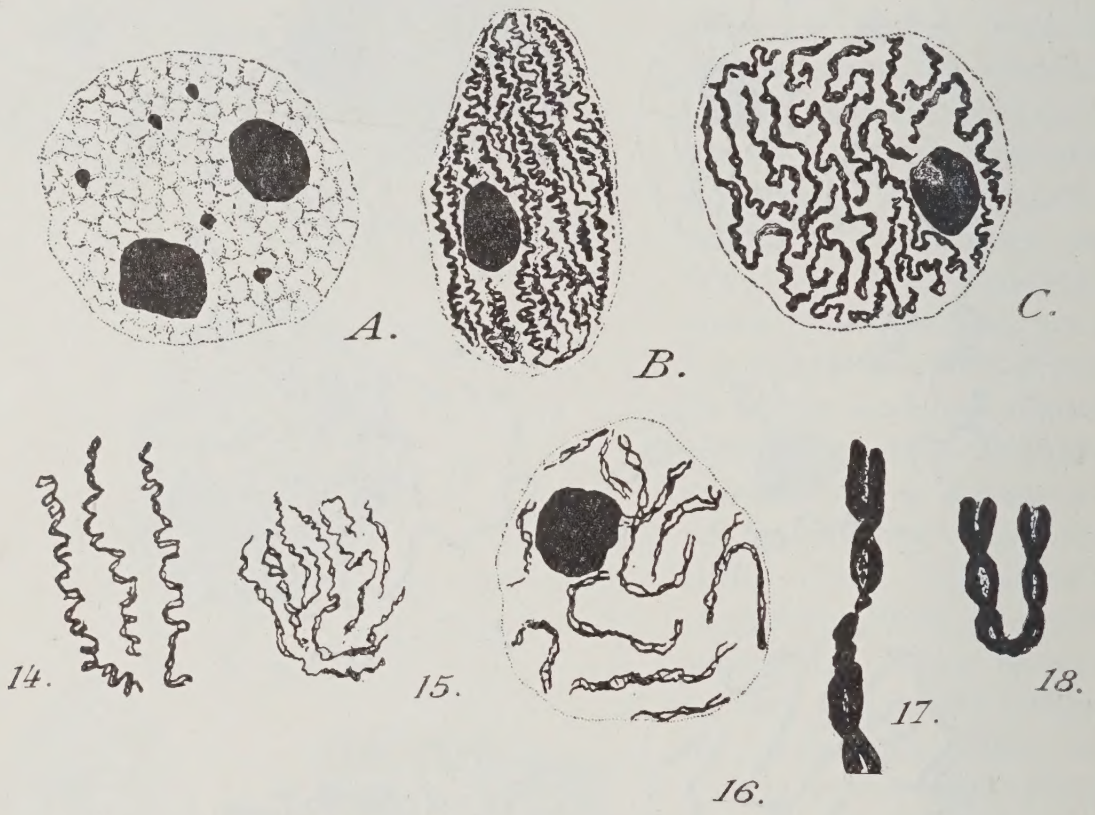


Fig. 120. — Phénomènes prophasiques chez *Vicia*, *Allium* et *Hyacinthus*. — A. Noyau de *Vicia Faba* en imminence de division. — B et C. Filaments en zig-zag (ébauches de chromosomes) chez *Vicia Faba*. — 15, Chromosomes prophasiques de *Vicia Faba* encore disposés en zig-zag, présentant déjà des indices d'une fissuration longitudinale. — 14, Chromosomes prophasiques en zig-zag chez *Allium Cepa*. — 17, Chromosome d'*Allium Cepa* définitivement constitué et clivé (fixation au Helly). — 16, Chromosomes d'*Hyacinthus* clivés et présentant encore des vestiges de la disposition en zig-zag (d'après Eichhorn, 1931).

une transition entre les types *Pteris* et *Hymenophyllum* ; de plus, de Litardière signale, chez *Ophioglossum vulgatum*, un autre terme de passage, cette fois entre les types *Azolla* et *Pteris* : les chromosomes, très courts, sont presque bacilliformes comme chez *Azolla*, mais se dégagent d'un réseau analogue à celui de *Pteris*. Chez les Phanérogames, les termes de passage seraient, d'après Litardière, plus nombreux encore, au point qu'il existerait « une *série presque ininterrompue de types évolutifs* », depuis celui des grands chromosomes d'*Allium* ou de *Vicia* jusqu'à celui des chromosomes granuleux des Cypéracées ou des Cucurbitacées. On remarquera, de même, que les modalités prophasiques peuvent n'être pas identiques dans les divers tissus d'un organisme ; ainsi, dans les méristèmes

radiculaires de *Marsilia quadrifolia*, DE LITARDIÈRE a constaté que les prophases sont du type *Pteris*, alors qu'elles sont, dans l'anthéridie, du type *Hymenophyllum*. Aussi est-il impossible d'assurer que chaque modalité prophasique est impliquée par une dimension chromosomique donnée ; le type *Azolla* n'est, sans doute, réalisé que chez des plantes à petits chromosomes, le type *Pteris* répond spécialement à des chromosomes

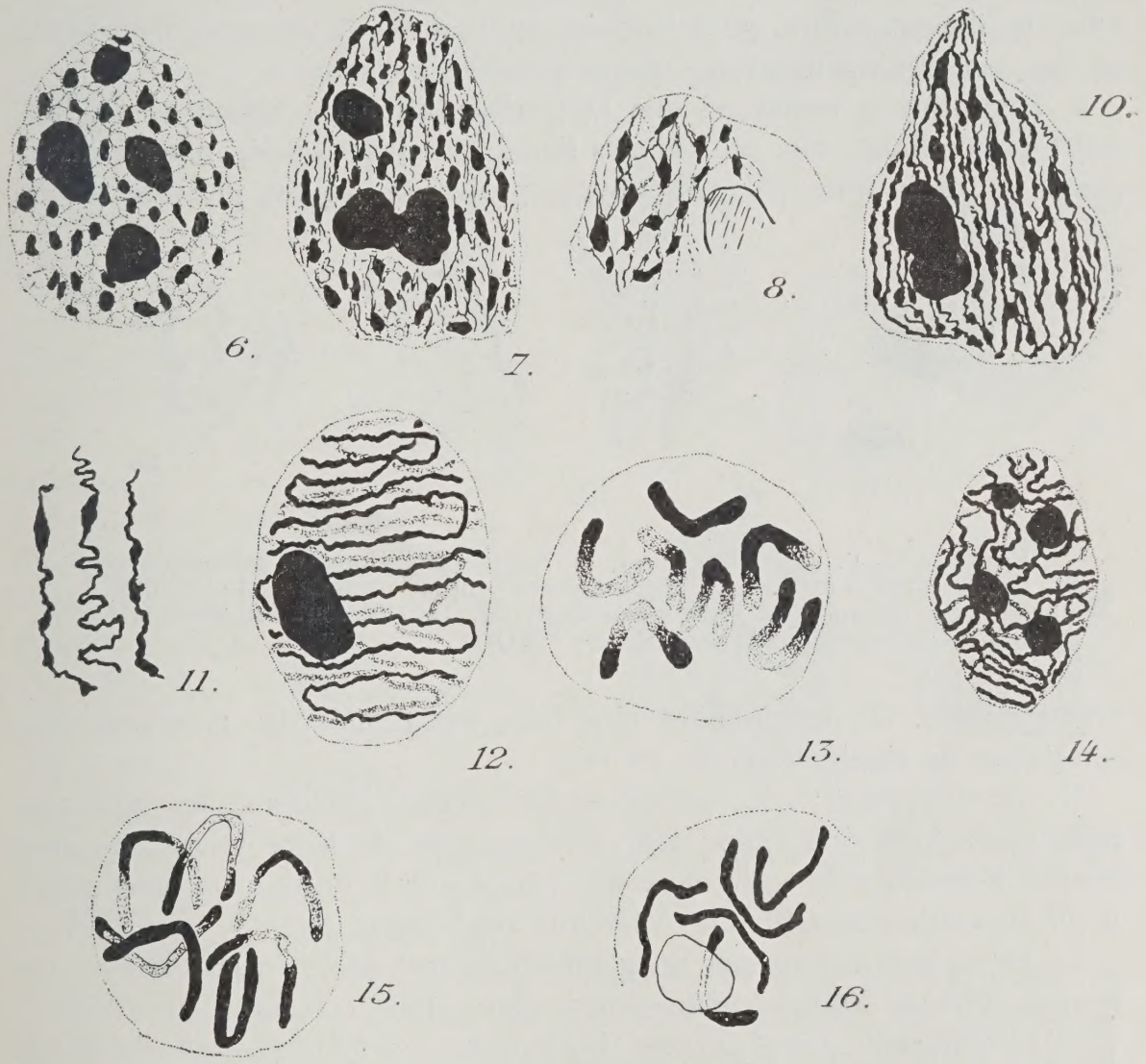


FIG. 121. — Phénomènes prophasiques chez les Conifères. — 6, 7, 10, vue d'ensemble des premiers stades de la prophase chez un Conifère (*Pinus*). — 8 et 11, vues de détail du phénomène, montrant la disposition des chromocentres. — 12, Chromosomes prophasiques, sous forme de filaments non encore épaissis. — 13, Chromosomes définitivement constitués ; aucun indice de clivage n'est visible. — 14 et 16, Chromosomes prophasiques de *Cupressus*, plus fins que ceux de *Pinus*. — 15, Chromosomes prophasiques de *Cedrus* (d'après EICHHORN, 1931).

grêles et le type *Hymenophyllum* à de gros chromosomes ; mais il ne faut pas interpréter ces relations dans un sens absolu.

2. On remarquera ensuite que la fissuration des chromosomes n'est pas un caractère fondamental de la prophase : ce processus n'intervient jamais, en effet, pendant la prophase des Conifères. La prophase est essentiellement caractérisée par l'individualisation et le modelage des chromosomes.

3. Les chromosomes sont — et toujours semble-t-il — individualisés

d'emblée ; qu'ils se dégagent du réseau général de chromatine sous forme de grains, de filaments, ou de réseaux élémentaires, ils sont nettement isolés dès le début. En d'autres termes, il ne semble pas qu'il existe jamais, comme on l'avait admis autrefois, un *spirème*, long filament pelotonné dans la cavité du noyau et dont la fragmentation, en un certain nombre de segments, donnerait naissance aux chromosomes. Les images de spirème continu seraient, d'après Eichhorn, artificielles : cet auteur a constaté, en effet, qu'il peut suffire, pour les faire apparaître, de fixer par certains liquides comprenant une forte teneur en acide acétique.

4. Eichhorn a remarqué que la fragmentation du réseau se produit, dans de nombreux cas, suivant des lignes, parallèles ou légèrement divergentes à partir d'un pôle du noyau, présentant toutes une orientation

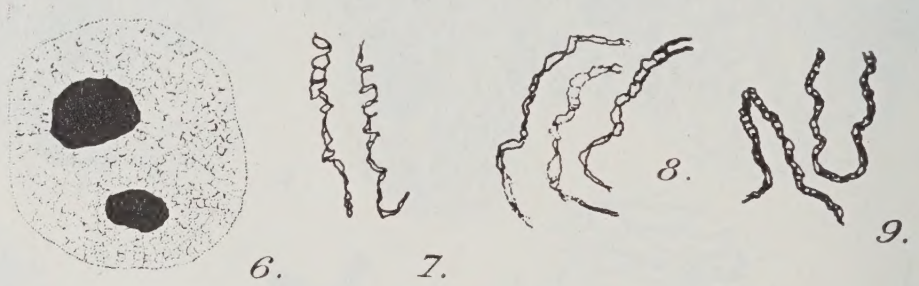


Fig. 122. — 6, noyau quiescent et 7 à 9, formation des chromosomes chez *Ginkgo biloba* : les chromosomes prophasiques de cette Gymnosperme ressemblent à ceux d'*Allium* (fig. 120) et sont longitudinalement clivés (d'après Eichhorn, 1931).

très régulière. On comprendra plus loin, par l'étude des processus télophasiques, la signification de ce fait.

II. *La métaphase.* — La métaphase est traduite par des images plus simples, d'interprétation moins délicate, que celles de la prophase ; de plus, les manifestations de cette deuxième période de la mitose sont essentiellement les mêmes chez tous les Végétaux supérieurs.

La métaphase débute par un phénomène bien décrit, à la fois dans des coupes colorées d'objets fixés et dans des cellules vivantes, par Robyns (1924, 1929), puis par Martens (1927, 1929). Le noyau paraît subir une légère contraction, en même temps que deux calottes faites d'une matière d'aspect spécial, coiffant deux pôles nucléaires opposés, apparaissent dans le cytoplasme (fig. 123, B) ; tout se passe comme si cette matière avait exsudé du noyau, tandis que celui-ci se contractait. Observées sur le vivant (Teleszynski a récemment — 1930 — répété ces constatations), les *calottes polaires* se présentent comme des plages claires, peu réfringentes et rigoureusement homogènes : on y chercherait en vain le moindre détail structural. Après fixation, par contre, une striation, orientée parallèlement à l'axe des pôles nucléaires recouverts par les calottes, se dessine nettement dans celles-ci. Puis *la membrane du noyau disparaît* et toute la caryolymphe se trouve mise alors au contact immédiat du cytoplasma ; or, celle-ci présente, dès ce moment, le même aspect que les calottes polaires qu'elle réunit désormais l'une à l'autre ; l'ensemble constitue un

corps homogène, ovoïde ou fusiforme, ou présentant, plus souvent encore, l'aspect d'un tonnelet ; c'est le *fuseau*, au sein duquel les chromosomes se trouvent plongés (fig. 123, D) ; après fixation, ce fuseau apparaît traversé de stries nombreuses ou de lamelles orientées parallèlement à son axe, aspects évidemment de même valeur que ceux observés, dans les mêmes conditions, dans les calottes polaires. Il semble donc bien que ces calottes, offrant exactement les mêmes caractères que la caryolymphe authentique, représentent elles-mêmes de la caryolymphe, exsudée du noyau au moment où celui-ci se contracte, au début de la métaphase. Le fuseau apparaît donc comme étant entièrement originaire du noyau ; il est constitué par le suc nucléaire, sans doute quelque peu transformé. Les expériences de centrifugation dues à Mottier (1889), Andrews (1915), Nêmec (1915 et 1927), celles, plus récentes, de microdissection, dues à Chambers et Sands (1923) et à Chambers (1924 et 1925), concourent pour indiquer que la consistance de fuseau peut varier suivant les espèces et les variétés cellulaires ; mais il semble qu'elle soit, le plus souvent, au moment de la métaphase somatique, supérieure à celle du cytoplasma. En définitive, le fuseau apparaît comme étant, à ce stade de la mitose, un corpuscule toujours ovoïde, homogène, et, dans la plupart des cas, ferme et élastique.

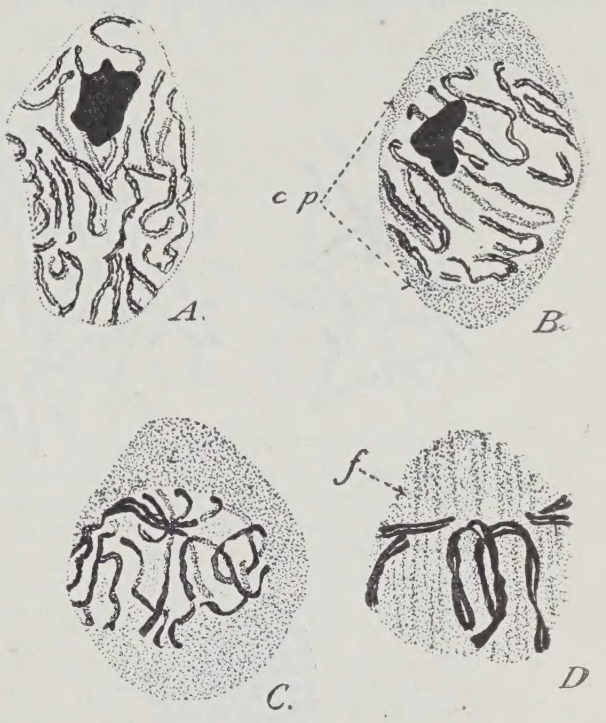


Fig. 123. — Divers stades de la formation du fuseau chez *Hyacinthus orientalis* (fixation au Benda mitochondrial ; d'après Robyns, 1924).

C'est dans ce milieu spécial, essentiellement homogène, que les chromosomes vont désormais évoluer, jusqu'à la fin de la mitose. D'abord dispersés sans ordre dans la région centrale, la plus renflée, du fuseau, ils ne tardent pas à se grouper très régulièrement dans un seul plan : celui de l'équateur du fuseau. C'est le stade de la *plaque équatoriale*. Quand les chromosomes sont petits, ils sont très exactement répartis sur ce plan, à des intervalles approximativement égaux, et, parfois, des anastomoses paraissent exister entre eux (fig. 124). Mais, quand les chromosomes sont longs, ils ne peuvent être tout entiers contenus dans le plan équatorial ; chacun d'eux, alors, ne s'y trouve compris que par un point, ou par un court segment, et la position, sur le chromosome, de ce *point d'insertion* au fuseau, bien loin d'être quelconque, paraît être souvent rigoureusement fixée : chez *Vicia Faba*, par exemple, deux chromosomes longs sont constamment insérés à l'équateur par leur milieu, tandis que les dix autres chromosomes, moins longs, y sont compris par une de leurs extrémités (Sharp, 1913) ; chez

Crepis virens (fig. 125, C, D, E), les chromosomes les plus longs sont insérés dans le plan équatorial par un point situé dans leur région subterminale, les chromosomes moins longs par leur extrémité (DE LITARDIÈRE, 1923). Le reste du chromosome déroule ses sinuosités d'un côté de l'équateur fusorial, ou bien fait librement saillie dans le cytoplasma, y est étalé dans le plan équatorial, ou, si la cellule est trop étroite, se recourbe pour se coucher à la surface du fuseau (fig. 123, D et fig. 125, A et B). Quand ces chromosomes longs sont peu nombreux, ils peuvent être, d'ailleurs, disposés à la périphérie du fuseau : vus des pôles, ils donnent alors l'impression d'une couronne équatoriale, beaucoup plus que d'une plaque.

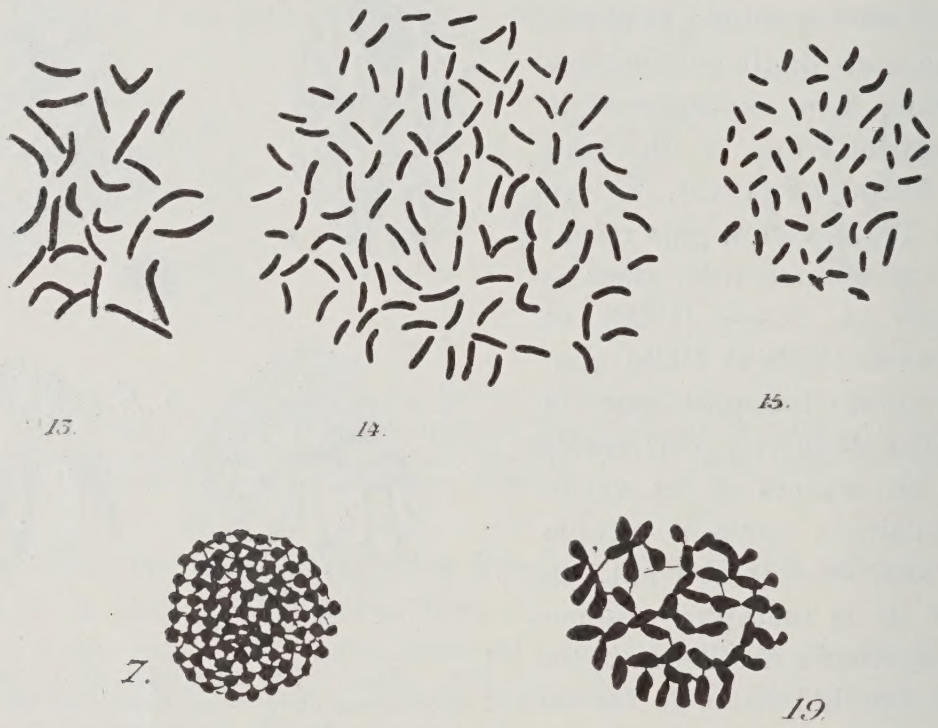


FIG. 124. — Aspects de la plaque équatoriale vue du pôle. — 13, plaque équatoriale à 26 chromosomes (diploïde, cf. p. 236) d'*Acacia cyanophylla*. — 14, plaque équatoriale à 104 chromosomes (didiploïde, cf. p. 234) d'*Acacia horrida*. — 15, plaque à 52 chromosomes (diploïde) d'*Acacia arabica* (d'après GHIMPU, 1930). — 7, plaque équatoriale d'*Equisetum arvense* et 19, plaque équatoriale de *Solanum tuberosum*, avec anastomoses entre les chromosomes (d'après EICHHORN, 1931).

Les chromosomes qui ont été clivés longitudinalement pendant la prophase — c'est le cas le plus général — sont disposés de telle sorte que, dans la partie située dans le plan équatorial, les deux moitiés soient *exactement superposées* ; vue de profil, une plaque équatoriale constituée par des petits chromosomes fissurés, offre souvent ainsi l'aspect de deux bandes parallèles (fig. 128, *j*, *l*). — Quand les chromosomes n'ont pas été clivés à la prophase — c'est le cas des Conifères (p. 209), peut-être des *Equisetum* (p. 207), des Cucurbitacées (p. 206) et de quelques autres plantes encore — la fissuration a lieu, pour chaque chromosome, pendant son séjour dans le plan équatorial (fig. 126), et elle se produit de manière que, dans ce cas encore, les deux moitiés soient complètement superposées au niveau des points d'insertion.

III. *L'anaphase.* — La troisième phase de la mitose est celle dont l'interprétation est la moins délicate. Elle est caractérisée par la séparation en

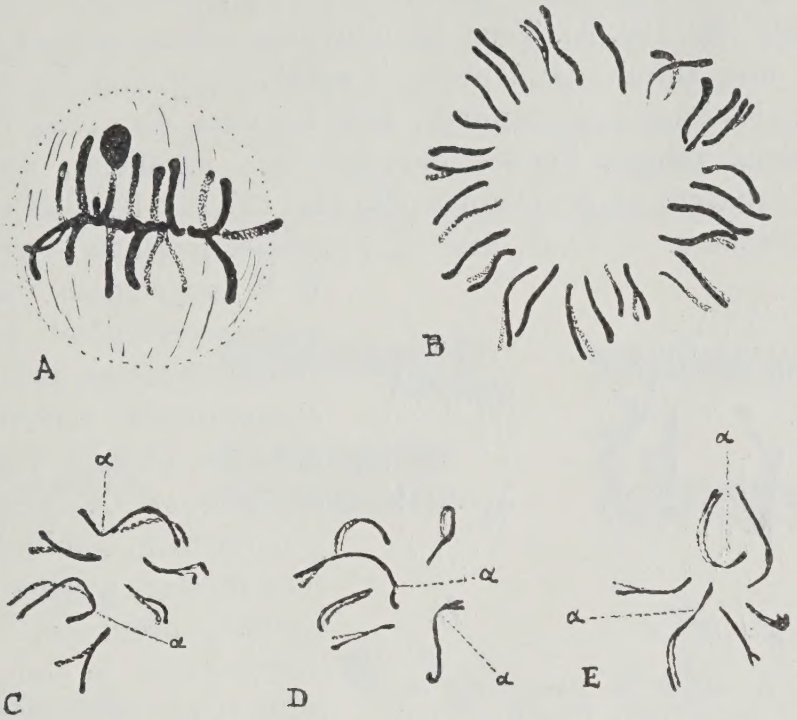


Fig. 125. — A. Plaque équatoriale de *Pteris cretica* vue de profil : la fissuration longitudinale des chromosomes, effectuée à la prophase précédente, est momentanément masquée (Noter la présence d'une goutte nucléolaire piriforme à l'extrémité d'un chromosome). — B. Plaque équatoriale de *Pteris cretica* vue du pôle : la fissuration longitudinale des chromosomes est, de nouveau, visible (les chromosomes périphériques, seuls, ont été figurés ; cette espèce possède, en effet, 60 chromosomes environ). — C, D, E, Divers aspects de la plaque équatoriale de *Crepis virens* ; les chromosomes, au nombre de 6, sont nettement clivés longitudinalement ; deux d'entre eux présentent, dans chaque image, un amincissement (α), souvent situé au niveau d'une courbure : en ce point a lieu l'insertion au fuseau, subterminale, de ces chromosomes ; il s'agit donc d'une *constriction cinétique*, au sens de Delaunay (cf. p. 229). Les autres chromosomes s'insèrent au fuseau par une de leurs extrémités (A et B, d'après de Litardière, 1921. — C, D, E, d'après de Litardière, 1923).

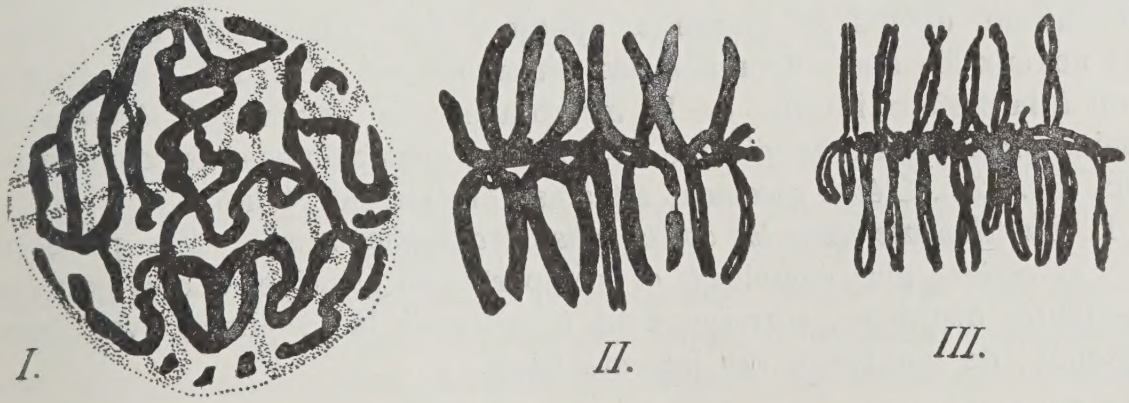


Fig. 126. — I, fin de la prophase et II, III, métaphase chez *Pinus Pinea*. Les chromosomes prophasiques n'offrent aucun indice de clivage ; par contre, la fissuration, ébauchée en II (au début de la métaphase) est achevée en III (d'après Eichhorn, 1927).

deux groupes des chromosomes clivés ; les moitiés des chromosomes primitifs, c'est-à-dire les nouveaux chromosomes, sont décollés l'un de l'autre-

dans chaque paire, d'abord à leur point d'attache sur le fuseau, puis, peu à peu, sur toute leur longueur, et entraînés vers les pôles correspondants : les moitiés supérieures vont au pôle supérieur, les moitiés inférieures au pôle inférieur (fig. 127, A). Tous les nouveaux chromosomes gagnent les pôles avec une simultanéité presque parfaite : quand les chromosomes sont petits, les images d'anaphase, dans les vues de profil, sont caractérisées par deux minces bandes chromatiques parallèles, également dis, tantes de l'équateur et de chaque pôle (fig. 127, B ; fig. 128, *n*).

IV. *La télophase.* — C'est, avec la prophase, le stade le plus complexe de la caryocinèse : cette dernière phase correspond, en effet, aux transformations que subissent les chromosomes arrivés aux pôles, dans les noyaux-fils en voie de constitution. Ces transformations, généralement semblables, mais en sens inverse, à celles qui caractérisent la prophase, sont souvent décrites sous le nom de *catachromase* (Vejdovsky, 1907), répondant à celui d'anachromase.

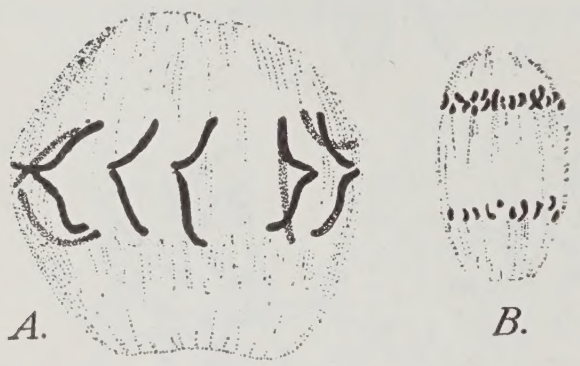


Fig. 127. — A, début de l'anaphase chez *Pteris cretica* (remarquer l'insertion *terminale* des chromosomes en voie de séparation). — B, fin de l'anaphase chez *Azolla caroliniana* (d'après de Litardière, 1921).

On peut distinguer deux grandes catégories de télophases, comme deux grandes catégories de prophases, suivant que, dans le noyau quiescent, les chromosomes sont, ou ne sont pas à l'état de prochromosomes (1).

A. *La télophase dans les noyaux à prochromosomes.* — Les phénomènes d'anachromase sont, dans ce cas, très simples, comme l'ont montré de Litardière chez les Salviniacées, Schiller chez *Capparis*, Eichhorn chez les Cucurbitacées, le Haricot, le Ricin, etc... Les chromosomes, arrivés aux pôles, s'y serrent, sans perdre leur individualité ; puis, autour de chacun de ces groupements, apparaît une fine membrane ; dans les noyaux-fils ainsi délimités, les chromosomes s'écartent, se dispersent à la surface interne de la membrane, puis deviennent légèrement moins chromophiles, tandis que de très fines anastomoses se forment entre eux (fig. 128). L'état quiescent est ainsi directement réalisé.

B. *La télophase dans les objets sans prochromosomes.* — Elle présente des caractères plus complexes et comporte, en principe, quatre grandes modalités distinctes, correspondant à celles de la prophase, avec, bien entendu, de nombreux cas intermédiaires.

1. Les caractères de la télophase ont été surtout étudiés au point de vue des changements affectant les chromosomes. Mais il serait intéressant aussi de préciser ce que devient, à partir de ce stade, la matière fusoriale. La destinée de la partie de cette substance comprise entre les deux noyaux-fils (région équatoriale du fuseau) sera discutée plus loin (Cf. p. 669). Quant aux régions polaires du fuseau, il semble, d'après des indications données par Martens (1929), qu'elles soient enclavées dans les noyaux-fils, où elles contribueraient, en grande partie au moins, à former la caryolymphe. Ainsi, le cycle de la matière fusoriale serait complet : dérivée de la caryolymphe à la métaphase, elle reviendrait partiellement à l'état de caryolymphe à la télophase.

a) Type *Pteris cretica.* — Les chromosomes, en arrivant aux extrémités du tonnelet fusorial s'y tassent sans perdre, apparemment, leur individualité et, autour d'eux, se dessinent les nouvelles membranes nucléaires. Dans chacun des noyaux ainsi délimités, les chromosomes, tout en conservant leur orientation perpendiculaire aux bases du tonnelet, deviennent plus minces ; ils se transforment, peu à peu, en filaments grêles et tortueux, entre lesquels apparaissent des anastomoses de plus en plus nettes. Le réseau de chromatine caractéristique de l'état quiescent se trouve ainsi reconstitué (fig. 129, F, G, H).

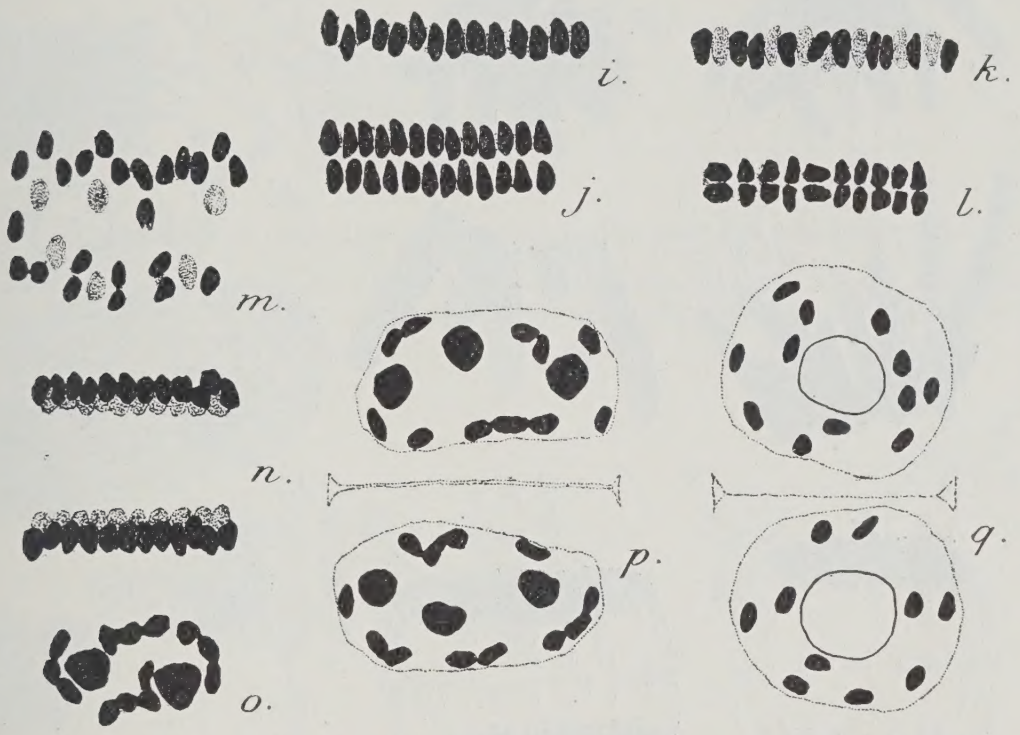


Fig. 128. — Fin de la mitose, depuis la métaphase, chez des plantes à prochromosomes (Cucurbitacées). — *i*, Plaque équatoriale non clivée chez *Bolbostemma paniculatum.* — *k*, *id.*, chez *Thladiantha dubia.* — *j*, *l*, Plaque équatoriale clivée chez *B. paniculatum* (*j*) et chez *T. dubia* (*l*). — *m*, Les chromosomes montent aux pôles (anaphase) chez *T. dubia.* — *n*, Début de la télophase chez *T. dubia.* — *o*, Fin de la télophase chez *T. dubia.* — *p*, Noyaux reconstitués chez *T. dubia* et *q*, *id.*, chez *B. paniculatum* (d'après Eichhorn et Franquet, 1931).

b) Type *Hymenophyllum tunbridgense.* — Dès que les chromosomes, ayant atteint les pôles, s'y sont tassés sans perdre leur orientation, (fig. 129, A, B) suivant la règle générale, et tandis que se forment les membranes des deux nouveaux noyaux, la catachromase débute par des phénomènes d'*alvéolisation.* Dans la masse de chaque chromosome, apparaissent des érosions superficielles et aussi des lacunes, des trous, soit orientés, suivant l'axe, en file longitudinale (fig. 129, C), soit dispersés sans ordre ; en même temps, entre les chromosomes ainsi corrodés et creusés, s'établissent des anastomoses plus ou moins nombreuses. Les lacunes s'étendant, chaque chromosome se trouve ainsi changé en une bande trouée, alvéolée, souvent scalariforme ; l'ensemble de ces délicats réseaux élémentaires réunis les uns aux autres (fig. 129, E) par des tractus toujours plus

colorables, constitue un « réseau de réseaux » (Grégoire, 1906) : réticule à mailles très fines (fig. 129, D), apparemment homogène, que disloquera la prochaine prophase (1). Cette modalité de la catachromase est, comme la modalité correspondante de la prophase, très répandue ; elle a été bien décrite, chez de nombreux objets très différents, par Grégoire (1906, 1913), Sharp (1916, 1920), de Litardière (1921), Eichhorn (1931) ; il semble que ce type de catachromase soit très général dans les Fougères et les Angiospermes à grands chromosomes (fig. 130).

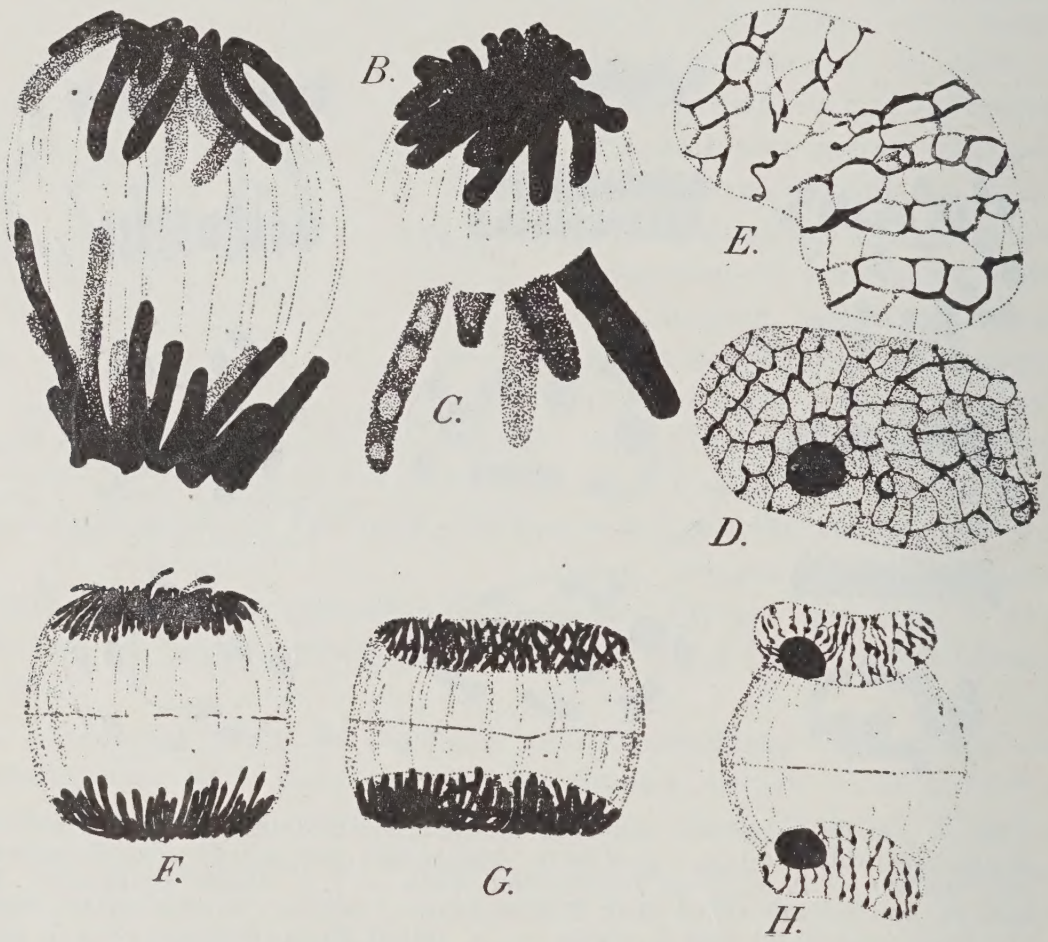


Fig. 129. — Télophase et constitution des noyaux-fils chez des Fougères. — De A à à E, chez *Hymenophyllum tunbridgense* ; A, début de la télophase ; B, tassement polaire ; C, début des phénomènes de creusement ; E, formation du « réseau de réseaux » ; D, fin de la télophase. — F, Télophase chez *Pteris cretica* (début du tassement polaire). — G, stade plus avancé de la télophase chez *Dryopteris mollis* (Polypodiacée dont la mitose se déroule suivant le type *Pteris cretica*). — H, fin de la télophase (constitution des noyaux-fils) chez *Pteris cretica* (d'après de Litardière, 1921).

Chez les Conifères, la catachromase présente, dans les grandes lignes, les mêmes caractères, et il n'y a pas lieu d'en distinguer, pour ces plantes, un type spécial ; les chromosomes y sont creusés ainsi qu'on vient de l'indiquer ; mais cette transformation n'intéresse pas toute la masse de

1. Martens n'admet pas la réalité de ce processus de creusement ; les transformations télophasiques consistent essentiellement, pour lui, en une répartition, suivant des travées scalariformes bientôt anastomosées, du constituant « chromonématique » des chromosomes (Cf. p. 238).

chaque chromosome ; il en respecte certaines parties, qui subsistent sous forme de grumeaux chromophiles et constituent les chromocentres. fig. 131).

FIG. 130. — Télophase et constitution des noyaux-fils chez des Angiospermes à grands chromosomes. — 1, Début de la télophase chez *Vicia Faba*. — 2 et 3, phénomènes de creusement chez *Allium Cepa*. — 4, formation du « réseau de réseaux » chez *Hyacinthus orientalis*. — 5 et 5 *a*, fin de la télophase chez *Vicia Faba* (d'après EICHHORN, 1931).

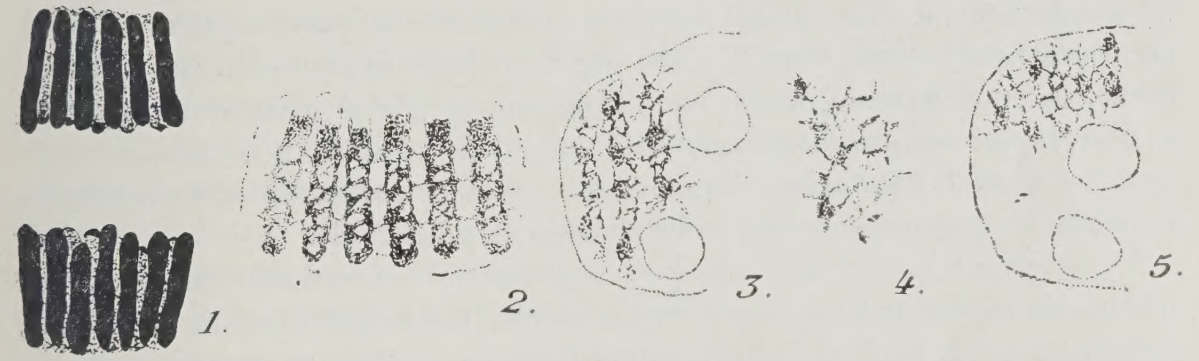


FIG. 131. — Télophase et constitution des noyaux-fils chez les Conifères. — 1, Télophase chez *Abies*. — 2, Phénomènes de creusement chez une Conifère. — 3, Formation du « réseau de réseaux » : les chromocentres, caractéristiques du groupe des Conifères, apparaissent comme des taches sombres (comparer avec le stade homologue chez *Hyacinthus* : fig. 130, 4). — 4 et 5, fin de la télophase (d'après EICHHORN, 1931).

c) Type *Blechnum occidentale*. — On sait qu'il s'agit là d'une modalité intermédiaire. Pour certains chromosomes, la catachromase est marquée par des phénomènes très nets d'alvéolisation, tandis que, pour d'autres, elle est manifestée par un simple étirement.

De même que pour la prophase, on ajoutera ici quelques remarques générales concernant les caractères de la télophase.

1. On notera, tout d'abord, que jamais la télophase n'est marquée par le clivage des chromosomes ; ce processus essentiel a lieu exclusivement à la prophase ou à la métaphase. Cette remarque est importante, car toute une école de cytologistes a soutenu que la fissuration des chromosomes était un phénomène télophasique : Mlle DIGBY et LUNDEGÅRDH, ont, la même année (1910), et indépendamment l'un de l'autre, émis les premiers cette interprétation, celle-là à la suite d'une étude sur *Galtonia candicans*,

celui-ci, après des recherches sur *Allium Cepa* et *Vicia Faba* ; outre ces auteurs, qui, d'ailleurs, ont, plus tard (Lundegårdh, 1912, Miss Digby, 1919) défendu de nouveau le même point de vue, il faut citer parmi les partisans du clivage télophasique des chromosomes, Fraser et Snell (1911, *Vicia Faba*), Frisendahl (1912, *Myricaria*), Stout (1912, *Carex*), von Schustow (1913, *Allium*), Miss Digby (1914, *Osmunda*), Carruthers (1921, *Hyacinthus*), Sarbadhikari (1924, *Doodia*) ; d'autres auteurs, tels Granier et Boule (1911, *Endymion*), et Belar (1926, *Allium Cepa*), admettaient que le clivage des chromosomes débute dès l'anaphase. Or, de cette croyance au clivage chromosomique à la fin de la mitose, ces auteurs tiraient d'importantes conclusions quant à l'interprétation de la prophase hétérotypique (Cf. p. 811). C'est surtout aux travaux de Grégoire (1913), de Litardière (1912, 1913, 1921), de Sharp (1914, II ; 1920), de Kuwada (1921), de Martens, enfin (1922, 1924, Cf. p. 239), que l'on doit la réfutation de ces résultats et la définition correcte des processus de la catachromase.

2. Il faut encore faire remarquer que les chromosomes ne perdent pas, à la télophase, leur orientation primitive ; ils subissent sur place, en conservant leurs positions réciproques, les transformations caractéristiques de ce stade ; ils sont, à ce moment, disposés *symétriquement*, par rapport au plan équatorial du fuseau, dans chacun des nouveaux noyaux-fils. Cet agencement, masqué dans le réseau caractéristique de l'état quiescent, apparaît à nouveau, à la prophase suivante, quand se reconstituent les chromosomes : d'où l'orientation régulière que ceux-ci présentent fréquemment pendant les phénomènes d'anachromase (Cf. p. 212) (1).

Durée de la mitose des Végétaux supérieurs. — La durée des diverses phases de la caryocinèse a pu être mesurée. La prophase et la télophase, stades auxquels se produisent les modifications complexes aboutissant à la formation, puis à la disparition des chromosomes, sont, comme on pouvait le prévoir, les périodes les plus longues ; la métaphase est plus courte et l'anaphase plus rapide encore. Voici, d'ailleurs, quelques chiffres. Martens a étudié la caryocinèse *in vivo* dans les stigmates des Graminées, puis dans les poils staminaux de *Tradescantia virginica*, et il a pu mesurer directement la durée du phénomène et de ses diverses phases : dans les stigmates d'*Arrhenaterum*, par exemple, la mitose entière dure de 78' à 110' ; sur ce total, la prophase prend de 36 à 45', la métaphase de 7' à 10', l'anaphase de 15 à 20' et la télophase de 20 à 35' (2). Dans d'autres

1. Ces faits ne sont reconnaissables que si les mitoses se succèdent très rapidement, comme c'est le cas dans les méristèmes. Le stade de repos qui sépare deux cinèses consécutives est alors très court et ne permet pas de profonds remaniements de la chromatine. Ce stade de repos très court est, d'ailleurs, souvent désigné sous le nom d'*interphase*, terme dû à Lundegårdh (1912).

2. Jolly (1902, 1904), puis Commandon et Jolly (1918) ont étudié, sur le vivant, la division nucléaire dans les hématies de Triton et ont évalué la durée des diverses phases de ce phénomène : la mitose entière dure de 108 à 113' ; sur ce total, la prophase prend 45', la métaphase 20', l'anaphase 18', la télophase de 25 à 30'. On ne peut que souligner, comme l'a fait Martens, l'extrême similitude des durées observées dans les stigmates d'*Arrhenaterum*, d'une part, dans les hématies de Triton, d'autre part, objets cependant profondément dissemblables.

objets, il semble que la prophase puisse être plus longue encore et les autres stades, au contraire, plus courts : ainsi, dans le méristème de la racine d'Oignon, la prophase, durerait selon LAUGHLIN, 74', la métaphase 1', l'anaphase 2'5, la télophase 4' ; quant au temps moyen séparant deux mitoses successives (interphase), il serait ici de 159'. Les observations de LAUGHLIN et celle de MARTENS ont été faites sensiblement à la même température : les premières à 20°, les secondes, à 19° ; elles ne seraient plus comparables si elles avaient été poursuivies à des températures diffé rentes ; les expériences de LAUGHLIN indiquent, en effet, que la vitesse de la caryocinèse croît avec la température.

Les mitoses vraies des Champignons et des Algues.

Les processus de la mitose typique n'ont pas été étudiés avec autant de précision, chez les Champignons et les Algues que chez les Végétaux supérieurs. Chez les Thallophytes, en effet, les noyaux et les chromosomes sont, en général (1), très petits ; les détails caractéristiques des diverses phases mitotiques, de la prophase surtout, n'y sont donc pas susceptibles de la même analyse que chez les Phanérogames ou les Fougères. On peut admettre toutefois, que la mitose présente, chez les Algues et les Champignons, sensiblement les mêmes caractères que chez les Végétaux supérieurs, du moins pour ce qui concerne la genèse et la division des chromosomes, puis, à la télophase, la reconstitution d'un réseau. Mais, comme chez tous les Animaux, une complication intervient ici : *la présence de centrosomes aux pôles du fuseau.* Tous les détails seront donnés plus loin (Cf. p. 257) sur le comportement de ces centrosomes ; il suffira d'indiquer maintenant que, de leur présence, résulte une plus grande régularité dans la forme des fuseaux, toujours pointus à leurs extrémités ; il n'est pas sûr, d'autre part, que les stries longitudinales observées dans les fuseaux, après fixation et coloration (« fibres fusoriales »), soient, ici comme chez les Végétaux supérieurs, artificielles : il paraît hors de doute, en effet, que les centrosomes sont susceptibles d'orienter autour d'eux le cytoplasma sous forme de lignes rayonnantes ; pourquoi ne détermineraient-ils pas la même orientation au sein du fuseau ?

Chez les *Vaucheria* (KURSSANOW, 1911 ; MUNDIE, 1929), chez les Mucorinées (F. MOREAU, 1913) et les Urédinées (Mme F. MOREAU, 1914), la membrane nucléaire disparaît dès la prophase, comme chez les Végétaux supérieurs et les Animaux. Mais chez la plupart des Champignons et des Algues (Ascomycètes supérieurs, Volvocales, Sphacélariales, Fucales, Rhodophycées, etc...), la mitose se déroule toute entière dans la cavité du noyau,

1. *En général*, mais non pas toujours. Les mitoses de certains Thallophytes et, notamment, celles qui se déroulent dans l'asque des Ascomycètes, comportent, en effet, des figures de dimensions assez considérables ; chez un Discomycète, *Humaria rutilans*, étudié par GUILLIERMOND (1904, 1905, 1911), les images mitotiques sont même, par la taille exceptionnelle des chromosomes, sensiblement aussi nettes que chez les Végétaux supérieurs. La première de ces mitoses, celle qui comporte les figures les plus volumineuses, est hétérotypique ; la description, avec figures à l'appui, en sera donnée plus loin (Cf. p. 824).

cavité qui ne cesse d'être nettement limitée par rapport au cytoplasma ; le fait que le fuseau se forme à partir de la caryolymphe est ici tout à fait évident.

Enfin, peut-être faut-il noter que, chez beaucoup de Végétaux inférieurs, les caryocinèses ne paraissent pas comporter, à tous les stades, des mécanismes aussi parfaitement précis que chez les organismes supérieurs. Ainsi, à la métaphase, chez les Ascomycètes (Harper, 1896, 1905 ; Guilliermond, 1904, 1905, 1911 ; Maire, 1904, 1905, Faull, 1912, Bagchee, 1925, etc...), les chromosomes ne se disposent pas rigoureusement dans le plan équatorial du fuseau ; on peut assurer seulement qu'ils se groupent dans sa partie la plus renflée ; à l'anaphase, d'autre part, ils ne montent pas aux pôles avec une simultanéité à peu près parfaite, mais s'y rendent en ordre dispersé.

Comportement des nucléoles pendant la mitose.

L'étude du comportement des nucléoles au cours de la mitose est importante, en raison des renseignements qu'elle peut apporter concernant la signification fonctionnelle de ces éléments. Or, si l'on compare tous les faits acquis à ce point de vue, on peut les grouper sous deux chefs principaux : chez beaucoup de Végétaux, en effet, les nucléoles disparaissent peu avant ou peu après la métaphase ; chez d'autres, nombreux également, ils subsistent jusqu'à la fin de la mitose, ou même ne disparaissent jamais.

A. La disparition des nucléoles peu avant ou peu après la métaphase constitue un cas très fréquemment réalisé. Ce cas paraît même être la règle chez les Végétaux supérieurs, ainsi que chez un certain nombre de Thallophytes dont il paraît difficile de dresser la liste (1). Pendant la prophase, tandis que les chromosomes se constituent, les dimensions du nucléole (quand le noyau contient plusieurs nucléoles, ceux-ci se fusionnent, d'après Eichhorn, dès le début de la prophase, en une masse unique) diminuent graduellement ou brusquement ; puis ce corps finit par disparaître entièrement quand les chromosomes sont ordonnés en plaque équatoriale.

Pendant que les dimensions du nucléole décroissent, on observe, chez de nombreuses plantes, que cet élément est en contact plus ou moins intime avec les chromosomes en voie de formation. Les chromosomes adhèrent, soit par un point, soit par une plus grande longueur, au corpuscule nucléolaire, et leur accroissement paraît coïncider avec la régression du nucléole. Cette augmentation de la substance dont sont formés les chromosomes, à mesure que disparaît la matière nucléolaire, le contact intime existant alors entre nucléoles et chromosomes, ont souvent donné à penser que la substance des

1. Il semble, par exemple, que, chez un très grand nombre de Basidiomycètes, le nucléole disparaisse à la prophase (Cf. fig. 404, *4*, *6*, *10* ; fig. 386) ; il faut, cependant, se garder de toute affirmation, car des images données de la mitose typique de certains Basidiomycètes, soit inférieurs, soit supérieurs, paraissent impliquer une persistance du nucléole au moins jusqu'à la télophase (Cf. p. ex. : Blackman, 1904 ; Christman, 1907 ; Fitzpatrick, 1918 ; fig. 340 et 341).

nucléoles constituerait la matière première dont seraient formés les chromosomes. Cette idée a suscité un certain nombre de recherches, notamment celles de Van Camp (1924), puis de Lenoir (1926). Les unes et les autres sont basées sur l'utilisation de colorants conférant aux nucléoles et au réseau une teinte différente. Or, ces auteurs croient pouvoir affirmer que, au moment de la mitose, une partie de la matière nucléolaire, colorée en rouge par la fuschine acide (Lenoir), passe au sein des chromosomes. Ces auteurs, tiennent d'autre part, grand compte des rapports morphologiques contractés à ce moment entre nucléoles et chromosomes.

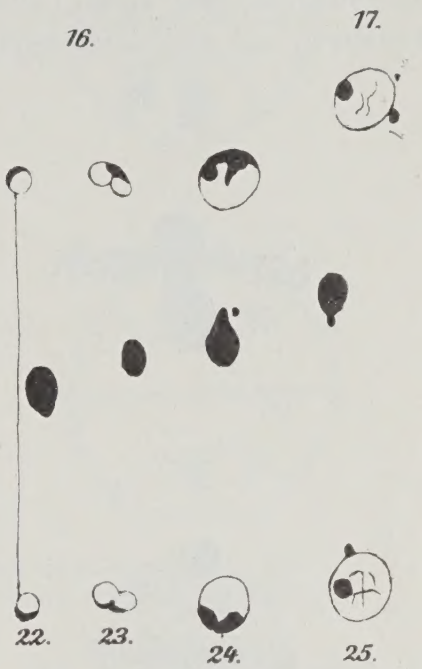


Fig. 132. – Fin de la première mitose de l'asque chez *Pustularia vesiculosa* (Pezizinée). Le nucléole est abandonné dans le cytoplasma entre les noyaux-fils (d'après Guilliermond, 1905 ; suite de la fig. 144).

La valeur de ces observations a été récemment critiquée par Eichhorn ; les théories que l'on a cru pouvoir en dégager seraient d'ailleurs, difficilement soutenables, car il serait impossible, d'après les données actuelles, de généraliser les prétendus faits sur lesquels elles sont appuyées. Il paraît certain que, dans de nombreux cas — dans le cas, notamment, des plantes à prochromosomes — du type *Azolla* —, les nucléoles ne prennent aucune part à la constitution des chromosomes ; en effet, ceux-ci restent toujours parfaitement individualisés, et n'entrent jamais en contact avec les nucléoles (de Litardière, 1921 ; Eichhorn, 1931). D'autre part, il est impossible de ne pas tenir compte des cas dans lesquels les nucléoles ne disparaissent qu'à l'anaphase ou à la télophase, ou même ne disparaissent pas pendant la mitose, et ne sont donc pas utilisés au moment de la formation des chromosomes.

B. — Chez de très nombreux Champignons, c'est-à-dire au moins chez tous les Ascomycètes supérieurs (Pezizinées, Laboulbéniales, etc...), le nucléole ne présente, à la prophase, aucun signe de régression ; il apparaît, inchangé, parmi les chromosomes. A la métaphase, comme l'ont montré les travaux de Harper, Guilliermond, Maire, Claussen, etc..., il persiste, dans la cavité nucléaire, à côté du fuseau achromatique. Puis il est abandonné dans le cytoplasme après la constitution des noyaux-fils ; il est destiné à s'y résorber très lentement (fig. 132).

Chez quelques Végétaux supérieurs, notamment chez *Helianthus annuus* (Tahara, 1915, Yamaha et Sinoto, 1925), les *Acacia* (Ghimpu, 1929, 1930), les Crucifères et les *Dracœna* (Nemec, 1907, 1926), chez *Zea Mays* (Zirkle 1928) et, peut-être, chez un certain nombre d'Angiospermes à prochromosomes (*Phaseolus*, Wager, 1904 ; *Solanum*, Martins Mano, 1905 ; Cucurbitacées, Lundegårdh, 1912, Eichhorn, 1931 ; *Solanum*, *Ricinus*, *Cucurbita*, *Vigna*, Yamaha et Sinoto, 1925), le nu-

cléole persiste à la prophase et, à la métaphase, il se place dans l'axe de la figure mitotique. Il se comporte alors, en apparence, comme le caryosome des Eugléniens : il s'allonge, présente une constriction équatoriale, puis se partage en deux moitiés équivalentes. Chacun de ces nucléoles-fils monte alors vers les pôles, avant même les chromosomes (fig. 133).

Il reste maintenant à indiquer l'origine des nucléoles visibles dans les noyaux-fils, peu après l'isolement de ceux-ci. Chez les *Acacia* étudiés par Ghimpu, ces nouveaux nucléoles ne sont autres que les nucléoles-fils résul-

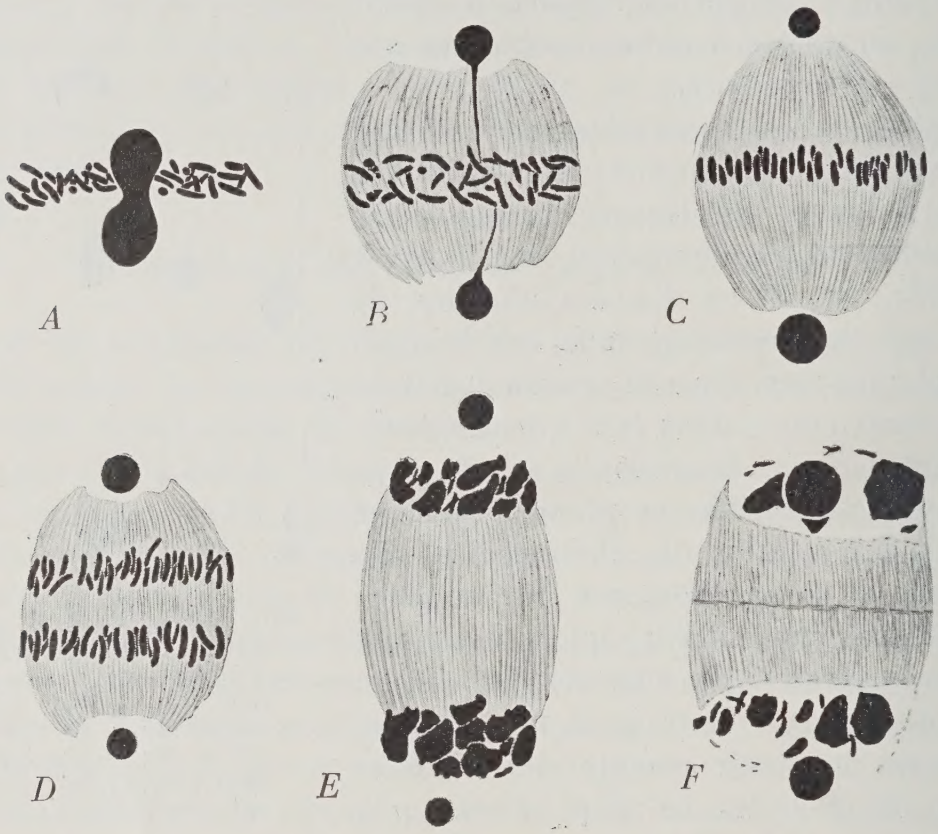


Fig. 133. — Comportement du nucléole au cours de la mitose chez les *Acacia* (non australiens). — A, chez *Acacia horrida*; de B à F, chez *Acacia Farnesiana* (d'après Ghimpu, 1930).

tant de la bipartition du nucléole du noyau-père. Mais un tel phénomène présente un caractère exceptionnel ; en effet, chez toutes les autres plantes signalées plus haut, dont il semble que le nucléole subisse, au début de la mitose, une division par étranglement, les fragments résultant de celle-ci disparaissent vers la télophase. Dans presque tous les cas, par conséquent, les nucléoles des noyaux-fils ne peuvent que se former *de novo* ; on les voit apparaître soudainement, tout à la fin de la mitose, parmi les chromosomes dont les transformations télophasiques ne sont, le plus souvent, pas encore achevées et l'on ignore tout du mécanisme de leur formation ; mais on observe fréquemment qu'ils présentent (fig. 134) une *disposition symétrique* dans chacun des noyaux-fils (de Smet, 1914 ; de Litardière, 1921 ; Abele, 1929 ; Eichhorn, 1931).

La conclusion de cet exposé sera réservée. Il semble actuellement préférable de ne pas considérer les nucléoles comme des réservoirs de chro-

matine ; mais rien, dans leur comportement durant la mitose, n'interdit de les considérer comme des inclusions à rôle trophique, pouvant être con-

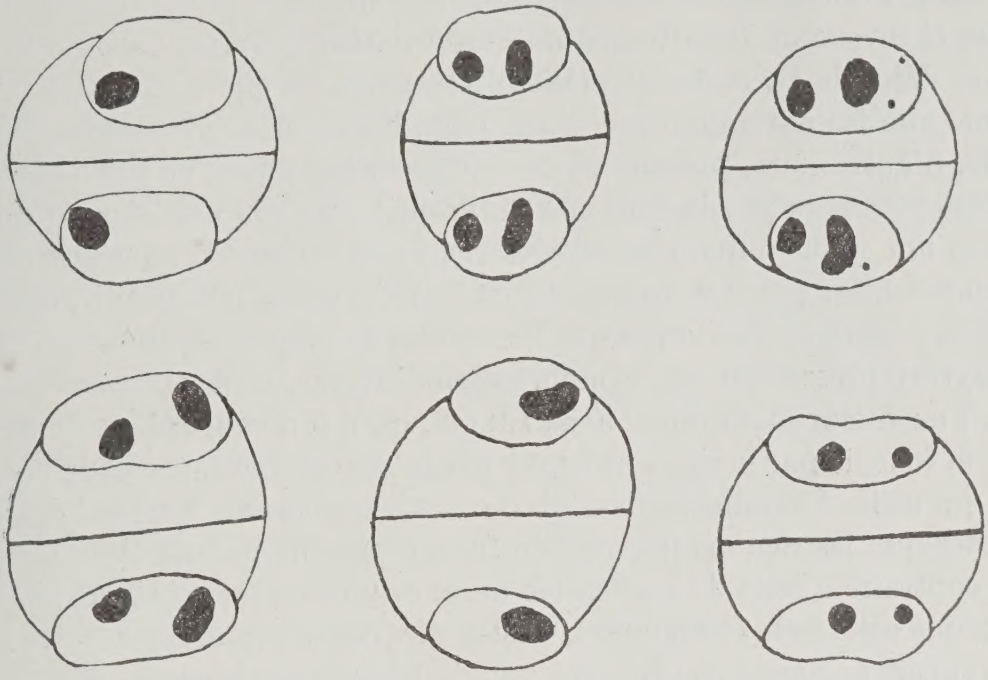


FIG. 134. — Divers cas de symétrie nucléolaire dans les noyaux-fils chez *Pteris cretica* ; Cf. aussi fig. 129, H. (d'après DE LITARDIÈRE, 1921).

servées, ou pouvant être, dans de nombreux cas, utilisées pendant la mitose. Le phénomène implique, d'ailleurs, une dépense d'énergie qui suffit peut-être à rendre compte de la consommation des nucléoles.

Mécanisme de la mitose.

Le phénomène de la mitose est trop frappant pour que l'on n'ait pas, dès le début, cherché à en élucider le mécanisme. Toutes les théories proposées dans ce but sont plus ou moins directement basées sur le fait de la présence de centrosomes aux pôles du fuseau et, parfois aussi, de la nature fibrillaire de celui-ci ; or, la présence de centrosomes et celle de fibrilles fusoriales, celle-ci commandée, peut-être, par celle-là, sont *essentiellement contingentes*, ainsi qu'on l'a indiqué plus haut, et qu'on le répètera plus loin ; une mitose avec centrosomes, asters et fuseau fibrillaire, présente exactement les mêmes caractères essentiels, du point de vue de l'évolution des chromosomes, et la même vitesse (Cf. p. 269), qu'une mitose en l'absence de centrosomes et avec fuseau homogène. Dans le même ordre d'idées, BLEIER, après un inventaire soigneux (1931) des données résultant de l'étude des divers types de mitoses, normales et anormales, conclut que la séparation des chromosomes-fils, puis leur mouvement vers les pôles, représente un phénomène « autonome », c'est-à-dire sans lien causal avec les dispositions, d'ailleurs variées, de la matière fusoriale. Par conséquent, toutes les interprétations commandées par l'existence de centrosomes ou de fibrilles ne seront pas examinées ici ; ce qui peut subsister d'elles intéresse le rôle des centres et sera résumé dans le chapitre suivant. Dans ce pa-

ragraphe, on ne fera qu'indiquer les quelques faits ou hypothèses susceptibles de rendre compte, dans tous les cas, des mouvements chromosomiques.

Il semble que certains cytologistes soient présentement orientés vers une *théorie électrique* de la mitose, dont l'essentiel est en germe dans les travaux, anciens déjà, de R. S. Lillie (1905). On peut, en effet, admettre, avec ce savant, que les chromosomes, d'une part, les parties cytoplasmiques de la cellule, d'autre part, présentent des charges électriques de signe contraire ; ce n'est peut-être pas là une vue de l'esprit, car des expériences de cataphorèse ont montré que des cellules riches en substance nucléaire (têtes de spermatozoïdes, purée de thymus) sont attirées par le pôle positif, sont donc chargées négativement,tandis que les cellules à cytoplasme abondant (grands leucocytes) présentent un comportement inverse, sont chargées positivement. ; on remarquera donc, avec Lillie, qu'il y a concordance entre l'indication fournie par le signe présenté par la masse nucléaire, et le caractère acide que celle-ci manifeste vis-à-vis de certains colorants. On peut également supposer que les régions polaires du fuseau présentent une électrisation de signe contraire à celle de l'ensemble de la cellule, de même signe, par conséquent, que celle de la chromatine, c'est-à-dire des chromosomes; cette supposition encore ne paraît pas être une vue de l'esprit, car les pôles du fuseau se révèlent, par divers indices, ainsi que l'a remarqué Kuwada, comme susceptibles d'attirer de nombreux constituants cytoplasmiques : les chondriosomes peuvent s'y accumuler (Lewitsky, 1910, et d'autres) ; dans les tubercules radicaux des Légumineuses, les pôles sont manifestement, comme l'a montré Milovidov (1926), des centres d'attraction pour les Bactéries symbiotes. On conçoit que, si les chromosomes sont alors de même signe que les pôles, ils soient repoussés, par ceux-ci, en sens contraire, et localisés au maximum de distance entre eux, c'est-à-dire exactement dans le plan équatorial. En supposant, enfin, que, les chromosomes clivés changent de signe, au moment de la métaphase, sous l'influence soit du contact direct avec le cytoplasma (Kuwada), soit — hypothèse peu vraisemblable — de la pénétration de substances basiques provenant du nucléole (Zirkle), on comprend qu'ils soient alors attirés, en deux groupes égaux, vers les pôles.

Pour tenter de soumettre cette théorie à une vérification expérimentale, Lillie avait, dès 1905, proposé le dispositif suivant : des aiguilles aimantées sont disposées verticalement, toutes avec la même orientation, à travers de petits morceaux de liège flottant sur de l'eau ; ces petits fragments sont destinés à imiter des chromosomes granuleux ; les chromosomes filamenteux sont figurés par la réunion, au moyen d'un fil plus ou moins souple, d'un certain nombre de morceaux porteurs d'une aiguille aimantée ; tous ces éléments se repoussent l'un l'autre en raison de leurs charges semblables. On les soumet alors à l'action d'un champ constitué par un pôle aimanté ou par un fil conducteur enroulé autour du récipient et formant solénoïde, en s'arrangeant de manière que le sens de ce champ soit inverse de celui des aiguilles aimantées. Sous cette influence, les aiguilles (fig. 135, C), ou les chaînettes d'aiguilles (fig. 135, A et B), se groupent, sans se toucher,

suivant des agencements définis, et qui ne sont pas sans rappeler beaucoup ceux des chromosomes disposés en plaque équatoriale, telle qu'on voit celle-ci de face. En soumettant latéralement les aiguilles ainsi groupées à l'action de deux pôles aimantés de même signe, mais de signe contraire à celui du pôle agissant verticalement, on les voit s'aligner, à égale distance entre les pôles latéraux, en une file d'autant plus droite et plus semblable à une plaque équatoriale vue de profil, que ceux-ci sont plus rapprochés (fig. 135, D et E). Tous ces faits paraissent favorables à la théorie de Lillie, en ce qui concerne, au moins, le stade de la plaque équatoriale. Aussi, divers auteurs, et notamment Cannon (1923), puis Kuwada et ses élèves (1929), se sont-ils efforcés de comparer, dans un aussi grand nombre de cas que possible, les dispositions des chromosomes à la plaque équatoriale et les dispositions d'aiguilles aimantées ou de systèmes d'aiguilles aimantées, de mêmes dimensions relatives que les chromosomes considérés, sous l'influence d'un champ magnétique. Ces comparaisons sont, dans l'ensemble, plutôt favorables à la théorie de Lillie ; et les quelques différences observées dans les dispositions des aiguilles d'une part, des chromosomes d'autre part, sont peut être explicables, comme l'a remarqué Kuwada, par la différence des milieux dans lesquels se meuvent les corpuscules en question : les aiguilles flottent sur l'eau et les chromosomes sont noyés dans un complexe colloïdal et visqueux. Ces coïncidences sont intéressantes, mais n'imposent encore aucune conclusion. On ne saurait donc prendre parti en faveur d'une théorie qui, pour rendre compte de phénomènes extrêmement complexes, propose des schémas très simplifiés.

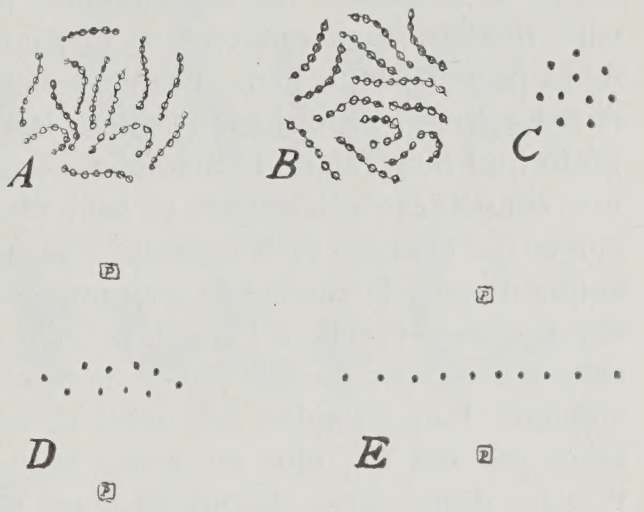


Fig. 135. — Disposition, dans un champ, des aiguilles aimantées de Lillie (d'après R. S. Lillie, 1905).

Quant au clivage longitudinal des chromosomes, on ignore tout de son mécanisme, de même que l'on ignore les mécanismes de bipartition des chondriosomes.

Les chromosomes

Les chromosomes sont, comme il ressort des pages précédentes, des éléments essentiels parmi tous ceux qui interviennent dans la mitose, et la substance dont ils sont formés, répartie avec une si étonnante précision, par le jeu caryocinétique, entre chacun des noyaux-fils, doit évidemment jouer, dans la vie du protoplasma, un rôle capital ; la chromatine est, en outre, grâce aux manifestations morphologiques, si remarquables, de sa présence, celui des éléments nucléaires qui est le plus accessible à l'observation et celui, par conséquent, dont l'étude doit pouvoir donner le plus

de résultats. On comprendra donc la nécessité d'un rapide exposé des principales propriétés des chromosomes : on envisagera successivement, dans ce paragraphe, leurs *caractères physiques*, puis leurs caractères morphologiques, enfin tous les faits relatifs à leur *nombre* dans chaque espèce bien définie et stable.

Caractères physiques des chromosomes.

Dès la prophase, les chromosomes se présentent comme des corpuscules flexibles, mais résistants,et incapables (lors de la prophase somatique) de se fusionner entre eux, même localement. Chambers et Sands qui ont réussi à isoler, par microdissection, les chromosomes de *Tradescantia virginica*, au moment de la métaphase, signalent que ces éléments ont alors une consistance gélatineuse et sont élastiques, car on peut les étirer au moyen des aiguilles et ils reprennent ensuite leur forme primitive. Il semble, enfin, d'après l'examen de préparations colorées d'objets fixés, que les chromosomes soient, à l'anaphase et à la télophase, fortement visqueux ; certaines images de ces stades donnent l'impression que ces corpuscules adhèrent l'un à l'autre dès qu'ils se touchent ; en s'écartant, ils restent reliés par des fils plus ou moins ténus, et c'est là, vraisemblablement, l'origine d'une partie des anastomoses qui, unissant entre eux les chromosomes télophasiques, contribuent à la formation du réseau de l'interphase ; ce phénomène, de même que celui du creusement des chromosomes, paraît indiquer que la cohésion de la substance formant ces éléments diminue vers la fin de la mitose.

Il semble que les chromosomes soient doués de mouvements propres, et l'on peut envisager cette motilité comme étant un des mécanismes possibles de l'ascension des chromosomes vers les pôles, à l'anaphase : en effet, un film de Commandon et Jolly, qui réussirent (1918) à cinématographier la caryocinèse dans les leucocytes du sang de Triton, révèle que les chromosomes montant aux pôles, chromosomes dont la forme est, ici, celle de filaments, sont animés de mouvements ondulatoires tout à fait frappants, plus ou moins comparables à ceux de Vers en reptation. A la télophase aussi, les chromosomes font preuve de motilité : ils sont sans doute susceptibles d'émettre alors, les uns vers les autres, des prolongements ou pseudopodes ; M. R. et W. H. Lewis ont, d'ailleurs, directement observé ce processus dans des cellules animales vivantes, cultivées *in vitro* ; et ce serait là l'origine d'une autre partie des anastomoses qui s'établissent, à ce stade, entre les chromosomes.

La consistance des chromosomes et même, dans une large mesure, leur forme, ne sont donc pas, vers la fin d'une caryocinèse, ce qu'elles sont au début ou au milieu de ce phénomène. Mais, *si l'on considère seulement les chromosomes groupés en plaque équatoriale*, alors que ces éléments sont de petites masses gélatineuses, résistantes, immobiles, et se trouvent, en outre, disposés dans un même plan, on peut, avec espoir de travailler utilement, étudier leurs caractères morphologiques.

Caractères morphologiques des chromosomes.

Les chromosomes offrent les mêmes formes générales que les chondriosomes : ce sont des grains, des bâtonnets ou des fils plus ou moins longs. Mais les dimensions de ces éléments sont souvent, au moins chez les Végétaux supérieurs, plus élevées que celles des chondriosomes : le diamètre d'un chromosome granuleux, ou l'épaisseur d'un chromosome filamenteux, sont très fréquemment, en effet, de l'ordre de 2 μ à 2,5 μ ; quant à la longueur de ces filaments, elle est, suivant les espèces, très variable ; il existe des chromosomes dont la plus grande dimension ne dépasse pas 3 ou 4 μ, d'autres qui sont longs de plus de 300 μ, et tous les intermédiaires se trouvent entre ces extrêmes.

Les chromosomes présentent une grande variété d'aspects : les chromosomes du type granuleux peuvent être sphériques (fig. 140), ovoïdes (fig. 115 et fig. 128) ou polyédriques (fig. 139, *a*) ; les chromosomes en bâtonnet, droits, courbés (fig. 124) ou cassés en accent circonflexe ; les chromosomes du type filamenteux, irrégulièrement flexueux (fig. 123), infléchis en U ou en V (fig. 137), ou même recourbés jusqu'à former un anneau. Ces cordons sont, le plus souvent, d'un calibre uniforme; mais il en est qui présentent, en un ou deux points fixes, une constriction (appelée, par Delaunay, 1929, *constriction acinétique*, pour la distinguer de la *constriction cinétique* souvent visible au point d'attache des chromosomes sur le fuseau ; cf. fig. 125, C, D, E, et fig. 136), plus ou moins large et profonde (Cf. fig. 126, II) et sont ainsi divisés en deux ou trois articles inégaux.

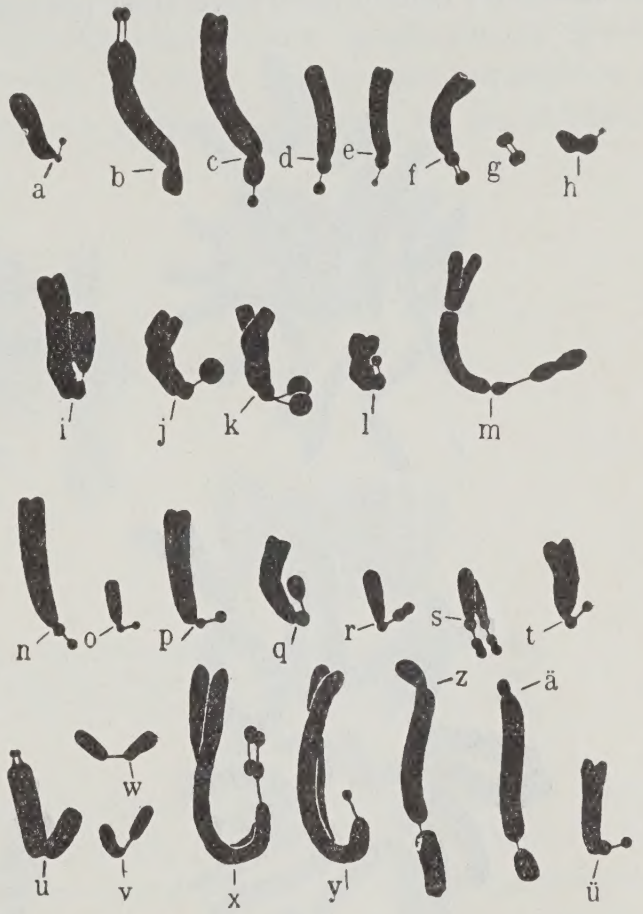


Fig. 136. — Formes et dispositions des satellites chez diverses plantes. — *a*, chez *Galtonia candicans* (d'après S. Navachine, 1912, 1916). — de *b* à *h*, chez diverses espèces de *Muscari* (d'après Delaunay, 1915, 1926). — de *i* à *m*, chez diverses espèces d'*Ornithogalum* (d'après Delaunay, 1925). — de *n* à *s*, chez diverses espèces de *Crepis* (d'après M. Navachine, 1925, 1927). — *t*, chez *Iris paradoxa*. — *u*, chez *Bellevalia forficulata* (d'après Delaunay, 1927). — *v* et *w*, chez *Colchicum umbrosum*. — *x* et *y*, chez *Allium Cepa*. — *z* et *ä*, chez *Fritillaria imperialis* (d'après Taylor, 1925, 1926). — *ü*, chez *Ranunculus acris* (d'après H. Sorokina, 1927). — Le trait placé auprès de la lettre indique, dans chaque cas, le point d'insertion du chromosome au fuseau: noter qu'une constriction *cinétique* existe, le plus souvent, en ce point (d'après Delaunay, 1929, *in* Ghimpu, 1930).

Une mention spéciale doit être faite d'une autre forme à laquelle de très nombreux travaux ont été récemment consacrés: il s'agit de chromosomes pourvus, à une de leurs extrémités, d'un appendice filamenteux rectiligne, extrêmement ténu, terminé par une boule minuscule ; parfois ce sont deux granules très fins, unis par un tractus fort délicat, qui sont attachés, par un pédicelle également délié, à un bout d'un chromosome ; à ce ou à ces tout petits grains, on donne le nom de *satellites* (fig. 136, 137, 138); quand le chromosome se divise, la ligne de clivage se prolonge jusqu'au niveau du satellite ; celui-ci se trouve ainsi partagé en deux moitiés égales et son

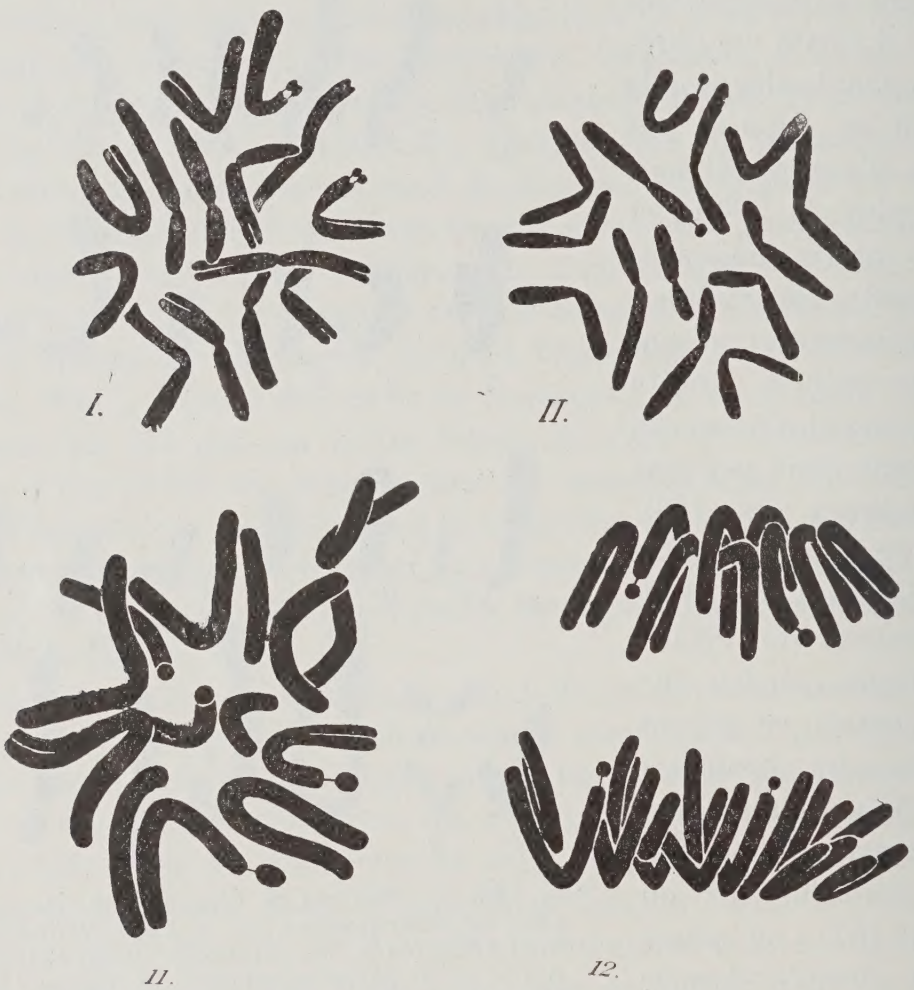


Fig. 137. — I, plaque équatoriale (vue du pôle) d'*Hordeum distichum erectum* (var. Goldthorpe) ; les chromosomes, dont deux portent des satellites, sont fissurés. — II. Plaque équatoriale (vue du pôle) d'*Hordeum distichum nutans* (var. Prinzess of Svalöf) ; noter les deux chromosomes avec satellites ; le clivage n'est pas visible. — 11. Plaque équatoriale (vue du pôle) d'*Hordeum zeocritum* ; noter les deux chromosomes avec satellites. — 12. Groupes anaphasiques d'*Hordeum nudum* (dans chacun, deux chromosomes avec satellites) (d'après Ghimpu, 1930).

pédicelle fissuré longitudinalement (fig. 136, *b*, *f*, *g*, *k*, *s*, *x* ; et fig. 137, I); à chaque nouveau chromosome est donc appendu un nouveau satellite, identique, tant par sa forme que par son mode d'attache, à celui du chromosome-père. Les satellites ont été découverts, en 1912, par S. Navachine chez *Galtonia candicans* où deux des 24 chromosomes du stock diploïde sont munis de cet appendice. Ils ont été recherchés ensuite chez

d'autres Végétaux supérieurs et ont été signalés chez une Gymnosperme (*Ginkgo biloba*, Eichhorn, 1928, fig. 138) et chez de nombreuses Angiospermes (Ghimpu, 1930, donne une liste complète des Angiospermes à satellites jusqu'alors connues, avec toutes les indications bibliographiques utiles). L'école de S. Navachine (Tschernoyarow, *Najas*, 1914, 1927 ; Delaunay, *Muscari*, *Bellevalia*, 1922, 1924, 1929 ; M. Navachine, *Crepis*, 1926, 1927 ; Baranow, *Drimiopsis*, 1926 ; Mme Senjaninova, *Ranunculus*, *Valeriana*, 1926, 1927 ; Mme Sveshnikova, *Vicia*, 1927 ; Mlle H. Sorokina, *Ranunculus*, 1927 ; Mme Kachizde, Dipsacacées, 1929) s'est efforcée de trouver aux satellites une signification d'ordre génétique ou systématique, et, d'autre part, a souvent attribué une grande importance à des contiguités observées, pendant la prophase, entre le ou les satellites

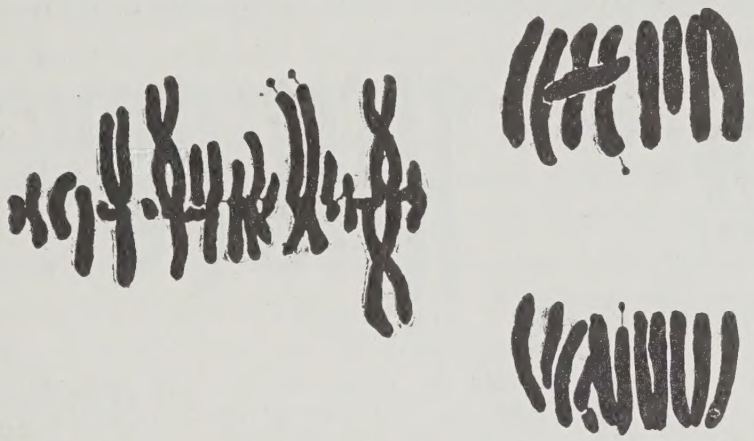


Fig. 138. — Métaphase et fin d'anaphase chez *Ginkgo biloba*, montrant les moitiés du chromosome à satellite, en contact étroit (métaphase), puis à leur arrivée aux pôles (fin d'anaphase) (d'après Eichhorn, 1931).

et le nucléole. D'autres auteurs, et notamment Taylor (1925 et 1926), Darlington (1926), de Mol (1927, 1928), Sprumont (1928), Mme O. Sorokina (1928), Heitz (1928), enfin Ghimpu dont les études personnelles et critiques (1930) sur les satellites sont instructives, admettent que rien ne permet, dans l'état actuel des connaissances, d'attribuer une signification déterminée à ces appendices ; ceux-ci ne paraissent pas correspondre à autre chose qu'à des articles, comparables à ceux dont la présence fréquente a été signalée plus haut, mais de très petite taille et de forme sphérique. Articles et satellites seraient donc des détails morphologiques de même catégorie, détails morphologiques incontestablement réels et intéressants, mais jusqu'à nouvel ordre inexplicables.

Chez de très nombreux Végétaux, tous les chromosomes offrent, lors de toutes les mitoses, à peu près la même forme et les mêmes dimensions ; ainsi, chez *Salvinia natans* ou *Azolla filiculoides*, chez les Saules (*Salix*), les Roses (*Rosa*), les Laîches (*Carex*), et, d'une manière générale, chez les plantes indiquées plus haut comme possédant des noyaux à prochromosomes, les chromosomes sont des grains ou des bâtonnets courts qui, dans chaque espèce, se ressemblent tous plus ou moins.

D'autre part, il semble assez fréquent que, dans une même espèce, les

chromosomes soient, au stade de la plaque équatoriale, dissemblables par leurs formes et par leurs dimensions : chez une Liliacée, *Galtonia candicans*, par exemple, au cours de chaque mitose se forment 16 chromosomes filamenteux, dont 4 sont longs, 4 moyens et 4 petits (Grégoire, 1912) ; chez *Aloe arborescens*, ou chez d'autres Liliacées encore, telles que *Gasteria verrucosa*, il existe 14 chromosomes dont 8 longs et recourbés, en un point tout proche d'un de leurs bouts, de manière à présenter la forme d'un crochet ; les 6 autres chrosomomes sont courts et pourvus d'une constriction subterminale ; deux des chromosomes longs, enfin, portent à l'extrémité de leur partie rectiligne un satellite (Taylor, 1925 ; fig. 139, *b*). Les chromosomes de Composées appartenant à dix espèces du genre *Crepis* ont été décrits avec minutie par le cytologiste russe M. Navachine (1925) ; ils répondraient à deux types : les uns, dont le nombre et les dimensions sont

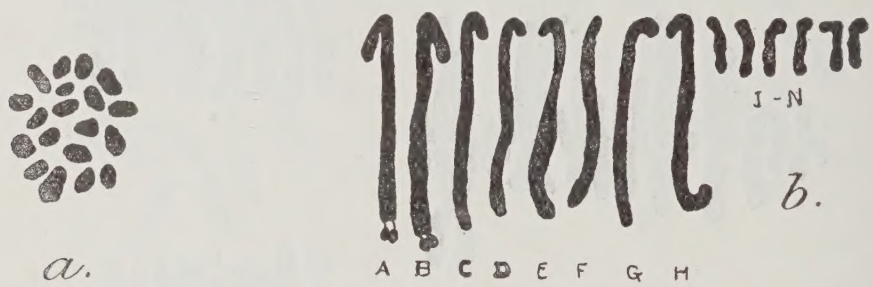


Fig. 139. — *a*, chromosomes de *Carex montana* (d'après Heilborn, 1924). — *b*, chromosomes de *Gasteria verrucosa* (d'après Taylor, 1925).

différents dans chaque espèce, présenteraient ce caractère commun d'être segmentés, par une constriction, en deux articles inégaux ; les autres, au nombre de deux dans toutes les plantes étudiées, mais plus ou moins longs suivant les espèces, porteraient un satellite à une de leurs extrémités. Les recherches de Cl. Müller (1912) sur *Najas marina*, de J. Bonnet (1912) sur *Yucca gloriosa*, de Sharp (1914) et de Sakamura (1915) sur *Vicia Faba*, de Mlle Terby (1920) sur *Butomus umbellatus*, de Litardière (1921) sur *Dryopteris setigera*, d'Ohga et Sinoto (1924) sur *Sciaphila japonica*, et bien d'autres travaux encore, ont fait connaître des faits analogues.

Ces descriptions sont intéressantes ; mais sans doute ne faut-il pas leur attribuer à toutes, sans discussion, une valeur absolue. Il convient, au contraire, de les examiner avec beaucoup d'esprit critique, car le rôle du fixateur utilisé dans la réalisation de la forme observée des chromosomes paraît indubitable. Un exemple très instructif à ce point de vue est celui des discussions nées au sujet des chromosomes des *Crepis*. Margaret C. Mann ayant étudié (1925), après M. Navachine, les chromosomes de plusieurs espèces de *Crepis*, — celles mêmes étudiées par le cytologiste russe — donne de ces corpuscules une description beaucoup plus simple : elle ne signale ni les satellites, ni l'existence générale d'une constriction et n'insiste que sur les différences de taille : désaccord tenant sans doute au fait que les deux auteurs n'ont pas utilisé les mêmes fixateurs ; il n'est pas impossible, en effet, que le mélange imaginé et employé par Navachine

permette, mieux que d'autres liquides, d'apercevoir certains détails morphologiques réels, mais très délicats. Or, plus récemment encore, GEITLER a repris (1929) cette étude des chromosomes de *Crepis* et, critiquant les méthodes suivies par ses deux devanciers, apporte une description différente des leurs. Ces réserves relatives aux conclusions de NAVACHINE, on peut les étendre aux résultats similaires obtenus par beaucoup d'auteurs à la suite de recherches sur les chromosomes de Végétaux divers. Mais, même s'il fallait, retoucher ces descriptions, il n'en resterait pas moins que, chez certains Végétaux (et cette conclusion peut sans doute être étendue à nombre d'Animaux ; Cf. E. B. WILSON, 1928), les chromosomes offrent, dans une même espèce, des dimensions et, souvent, même des formes (présence ou absence de satellites, par exemple) différentes ; c'est là un fait qui paraît définitivement établi. Il semble, enfin, que ces caractères distinctifs des chromosomes se retrouvent à toutes les mitoses typiques, survenant au cours de l'existence de la plante : de n'importe quel noyau en interphase ou même du noyau en repos plus durable entrant à nouveau en mitose, se dégageraient les mêmes chromosomes, présentant chacun leur aspect caractéristique, qui avaient évolué au fuseau de la caryocinèse précédente. Aussi a-t-on cru pouvoir, dans certains cas très favorables, repérer les divers chromosomes, au cours des mitoses successives, et affecter à chacun soit un numéro, soit une lettre permettant de le désigner commodément.

Enfin, un troisième cas, inverse du précédent, peut être réalisé : chez certaines plantes, en effet, les chromosomes présentent, suivant les mitoses considérées, des caractères morphologiques différents. Dans la première et la deuxième mitose de l'asque d'*Humaria rutilans*, les chromosomes sont tous granuleux ; lors de la troisième mitose, ils sont tous filamenteux (GUILLIERMOND, 1904, 1905 ; cf. fig. 379). Il est vrai que cette première mitose est hétérotypique ; mais DE LITARDIÈRE a vu côte à côte, dans la racine de *Spinacia oleracea* (1923) des mitoses avec chromosomes courts et des mitoses avec chromosomes longs et plus effilés. GHIMPU signale, d'autre part, que, chez *Acacia scorpioides*, var. *adstringens*, les mitoses d'une même racine comportent tantôt des chromosomes bacilliformes, comme chez la plupart des autres *Acacia* (fig. 124), tantôt des chromosomes sphériques (fig. 140). De tels faits ne constituent sans doute pas des exceptions.

Caractères numériques des chromosomes.

De l'exposé précédent ressort la notion, énoncée déjà plus haut, de la fixité spécifique du nombre des chromosomes. Tous les auteurs qui ont étudié, à un point de vue quelconque, la caryocinèse des Végétaux, ont vérifié que, dans chaque espèce bien définie, les chromosomes sont, à toutes les mitoses, en nombre identique ; aussi, la réalité de ce fait est appuyée sur de si multiples exemples que personne ne songe plus maintenant à la contester. Il n'y aurait donc rien à ajouter ici au sujet de cette loi de la constance numérique des chromosomes, si elle ne pouvait comporter cer-

taines modalités qu'il faut connaître. Dès 1910, Stomps a montré que, dans le méristème de la racine de *Spinacia oleracea*, espèce à 12 chromosomes, l'on peut observer certaines cellules, plus grandes que les autres, présentant 24 chromosomes, c'est-à-dire deux fois le nombre diploïde (1) ; il les qualifie de *syndiploïdes*. De Litardière a retrouvé et étudié des faits de même ordre, non seulement (1923) chez la même espèce (*Spinacia oleracea*), mais encore (1925) chez le Chanvre (*Cannabis sativa*) et, simultanément (1925), son élève Nihous observait des particularités analogues chez la Mercuriale (*Mercurialis annua*). Dans toutes ces plantes le nombre chromosomique (2 *n*) caractéristique de l'espèce (20 chez le Chanvre, 16 chez la Mercuriale), celui que l'on observe dans toutes les autres parties du corps et, notamment, dans les cellules-mères des tétraspores, peut être compté seulement dans la région centrale de l'organe, région connue sous le nom de plérome (Cf. p. 90), à partir de laquelle se développeront l'appareil conducteur et la moëlle ; dans les assises périphériques de ces mêmes racines, assises dont l'ensemble constitue une zone appelée périblème, à partir de laquelle se formera l'écorce, les caryocinèses s'effectuent avec un nombre de chromosomes double, *didiploïde* : 25 chez l'Epinard, 40 chez le Chanvre, 32 chez la Mercuriale. De Litardière, à qui l'on doit, une excellente étude de ces faits, en a précisé l'origine : chez *Spinacia*, une métaphase à 24 chromosomes naît à la suite d'une prophase modifiée ; les 12 chromosomes se forment comme à l'ordinaire, mais subissent deux clivages successifs ; le premier double le nombre des chromosomes le second subdivise chacun de ces nouveaux éléments dont les moitiés vont alors vers les pôles.

Chez les *Acacia* d'Afrique et d'Asie, Ghimpu a constaté des particularités du même ordre : la présence simultanée, dans les méristèmes des racines, de mitoses à 52 et à 104 chromosomes ; dans une espèce (*Acacia scorpioides*) il existe même, outre ces mitoses diploïdes et didiploïdes, des mitoses *tétradiploïdes*, à 208 chromosomes (fig. 140). Ces faits, qui paraissent être assez peu fréquents, n'infirment pas la notion de fixité numérique des chromosomes ; d'abord ils n'intéressent que certaines parties, strictement limitées, de l'appareil végétatif et — fait capital— *jamais une variation de cet ordre n'a été constatée au niveau des tétraspores ou des gamètes* ; en outre, le caractère régulier de l'anomalie et la précision du mécanisme auquel elle doit sa naissance sont des indices très significatifs que le chiffre des chromosomes, dans une espèce donnée, n'est pas quelconque, ni approximatif, mais est, au contraire, toujours déterminé avec une rigoureuse exactitude.

Les genres sont des groupes d'espèces présentant en commun certains caractères morphologiques. Si l'on envisage, dans chaque genre, les nombres de chromosomes des différentes espèces, on constate souvent encore des indices d'une certaine régularité.

1. Pour l'explication détaillée de ce terme, le lecteur voudra bien se reporter au chapitre concernant l'alternance des générations. Il suffira d'indiquer ici que le nombre diploïde est le nombre chromosomique, toujours *pair*, caractéristique de l'appareil végétatif des Végétaux supérieurs ; on appelle nombre *haploïde* le nombre chromosomique, pair ou impair, observé dans les gamétophytes des Végétaux supérieurs ; dans chaque espèce, le nombre haploïde est toujours égal à la moitié du nombre diploïde.

Dans d'assez nombreux genres de Végétaux supérieurs, toutes les espèces possèdent la même quantité de chromosomes ; tous les *Ribes* (Meurman, 1928 ; Tischler, 1929); toutes les *Scabiosa* (Risse, 1926, 1928) forment 16 chromosomes et ce nombre est même commun, semble-t-il, à la presque totalité des Dipsacacées (*Knautia*, *Dipsacus*, *Cephalaria*, etc..., Risse, 1926, 1928 ; Chiarugi, 1927) ; tous les *Quercus* paraissent posséder 24 chromosomes, et tous les *Vitis* 38 (Ghimpu, 1930).

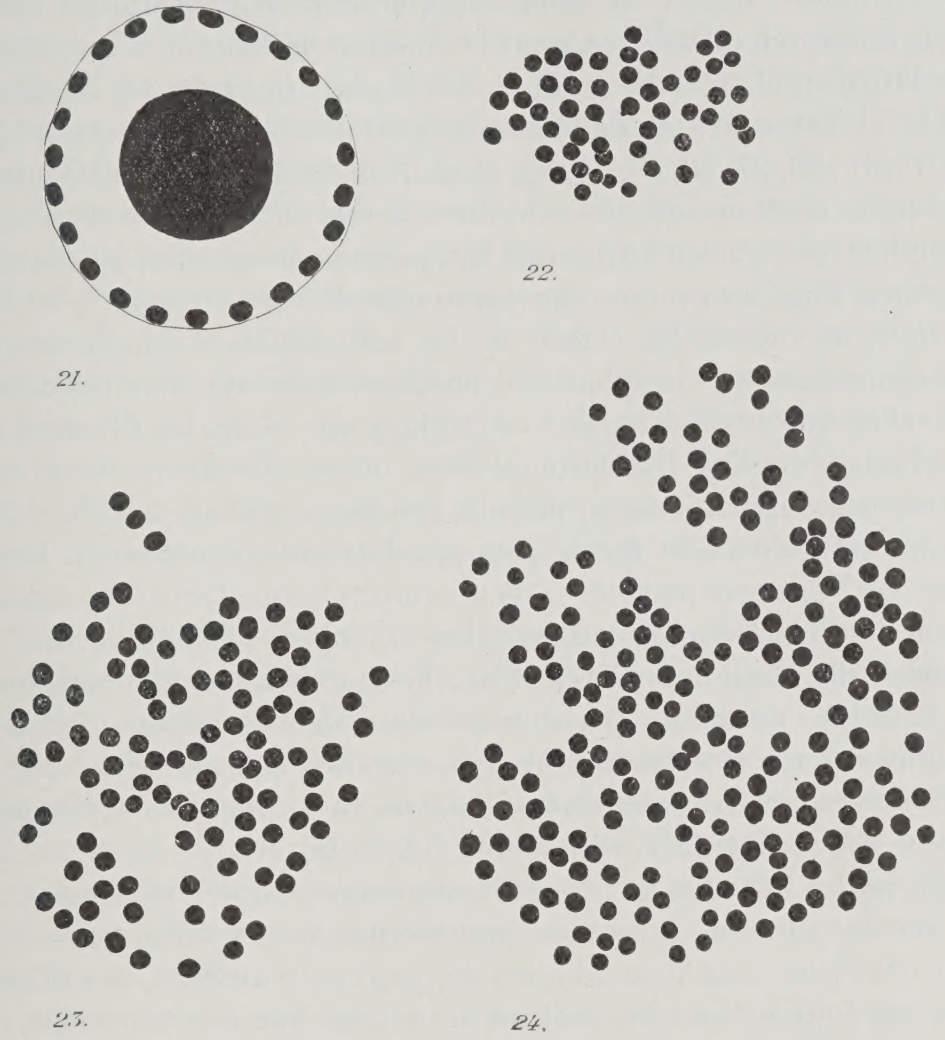


Fig. 140. — Nombres chromosomiques chez *Acacia scorpioides*, var. *adstringens*. — 21, prophase. — 22, plaque équatoriale diploïde à 52 chromosomes. — 23, plaque équatoriale didiploïde à 104 chromosomes. — 24, plaque équatoriale tétradiploïde à 208 chromosomes. Noter la forme sphérique des chromosomes ; elle est réalisée dans certaines figures caryocinétiques, alors que d'autres comportent des chromosomes bacilliformes, comme dans la figure 124 (d'après Ghimpu, 1930).

Plus souvent encore, une ou plusieurs espèces du genre possèdent un nombre haploïde de chromosomes tel que les nombres haploïdes des autres espèces en sont des multiples entiers ; ce nombre haploïde minimum représente ce que l'on appelle le *nombre fondamental* du genre. Ainsi, la plupart des espèces de *Medicago* offrent, dans leur gamétophyte, 8 chromosomes, tandis que quelques autres en possèdent 16 (1) (Ghimpu, 1930). — Les

1. On remarquera que les *Medicago* à 8 (nombre haploïde) — 16 (nombre diploïde) chromosomes sont de petites espèces annuelles (*M. minima*, *M. lupulina*, etc...) ; les

Acacia d'Australie possèdent 26 chromosomes, tandis que ceux d'Afrique et d'Asie en possèdent 52 ; le nombre fondamental est donc ici de 13 (Ghimpu, 1930). Dans les genres *Rosa*, *Chrysanthemum*, *Senecio*, etc..., on observe, comme on l'indiquera plus loin, des espèces possédant deux, trois, quatre, cinq, six, sept, huit, dix fois le nombre fondamental. De telles séries chromosomiques sont dites *euploïdes* (Täckholm, 1920) ou *orthoploïdes*.

D'autres genres de Végétaux supérieurs, enfin, sont caractérisés par des nombres chromosomiques très divers et apparemment quelconques ; ainsi, chez les *Iris*, le nombre haploïde est, pour les nombreuses espèces qui composent le genre, l'un des suivants : 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 24, 36, 42, 44, 56 (Simonet) ; dans le genre *Carex*, les chiffres de dix-sept espèces sont : 9, 15, 16, 26, 27, 28, 29, 31, 32, 34, 35, 36, 38, 40, 41, 42, 56 (Heilborn). De telles séries chromosomiques sont dites *aneuploïdes* ou *hétéroploïdes*.

Tout indice de régularité disparaît lorsqu'on envisage, non plus les espèces ou les genres, mais les groupes systématiques d'ordre plus élevé, les familles et *a fortiori*, les ordres, les classes ou les embranchements. Tout au plus peut-on remarquer que les plantes à chromosomes très nombreux sont des Algues, telles que les *Fucus*, par exemple, genre dans les diverses espèces duquel il existe de 80 à 100 chromosomes, ou des Fougères dont de nombreuses espèces, réparties dans plusieurs genres, possèdent de 100 à 140 chromosomes, c'est-à-dire sont des Végétaux relativement inférieurs. Mais c'est aussi chez les Végétaux peu élevés en organisation que l'on trouve le nombre minimum de chromosomes : 2 (nombre n) chez la Rouille du Blé et la majorité des Basidiomycètes. Chez la plupart des plantes, soit chez presque tous les Végétaux supérieurs et aussi chez beaucoup d'Algues et de Champignons (chez les Ascomycètes, par exemple, les nombres chromosomiques observés par Guilliermond sont 8 ou 16 — nombres n), les nombres des chromosomes sont de l'ordre de 6 à 50 ou 60 (1).

Telles sont les principales données numériques que l'on possède actuellement sur les chromosomes ; ces données paraissent sûres, car elles proviennent des recherches concordantes de nombreux auteurs, ayant travaillé souvent très loin les uns des autres, et chacun par des méthodes qui lui étaient propres. L'accord entre les résultats des travaux poursuivis dans une aussi complète indépendance mutuelle, et dans des conditions aussi diverses, est significatif. Tout cet ensemble de faits peut-être résumé par cette conclusion : chez les espèces stables, les chromosomes apparaissent à chaque mitose, non seulement dans tout l'individu, mais encore dans les générations successives, toujours rigoureusement en même nombre ; en outre, dans certains genres, les nombres de chromosomes caractéristiques des différentes espèces présentent entre eux des rapports plus ou moins bien définis, mais manifestes.

Medicago à 16-32 chromosomes sont, au contraire, des espèces de grande taille (*M. arborea*, *M. falcata*, *M. sativa*).

1. On pourra compléter ces données, forcément sommaires et incomplètes, par l'étude des tables indiquant le nombre chromosomique pour toutes les espèces ou celui-ci a été déterminé ; les listes les plus récentes et les plus complètes sont dues à Tischler (1927 et 1931) et à Gaiser (1930).

Structure des chromosomes.

La plupart des cytologistes ont admis ou admettent que les chromosomes sont, au moins à certains stades de la mitose, des éléments hétérogènes c'est-à-dire possédant une structure définie.

Strasburger et ses disciples (Cl. Müller, par exemple) affirmaient que chaque chromosome comprend un substratum formé par une matière peu colorable, la *linine*, supportant une file de grains ou de disques de chromatine dénommés *chromomères* (E.-B. Wilson, 1896) ; chaque chromomère apparaîtrait, dans certains cas, comme formé d'une agglomération de granules plus petits : les *chromioles* (Eisen, 1900). Au moment de la division longitudinale, les intervalles « linîniens » compris entre les chromomères successifs seraient les premiers à subir le clivage ; puis les chromomères s'allongeraient transversalement et revêtiraient l'aspect d'haltères dont les renflements s'isoleraient bientôt en deux sphérules contiguës. Sands, qui a cru observer (1923) des chromomères dans les chromosomes de *Tradescantia virginica*, les considère comme de la chromatine à l'état de phase dispersée dans la phase continue formée par la linine. Belling (1928), Babcock et Clausen (1929), Geitler (1929), le premier chez *Lilium* et *Hyacinthus*, les seconds et troisième chez *Crepis*, soutiennent également l'existence de chromomères, visibles au moins à certains stades de la mitose.

Toutefois, on tend aujourd'hui à admettre, avec de Litardière, que les chromomères « n'ont jamais existé sans doute que dans l'imagination de certains cytologistes », et de nombreux auteurs attribuent aux chromosomes un type structural tout différent. Ils admettent que chaque chromosome comporte un substratum peu colorable, *achromatique*, dans lequel est inclus, ou sur lequel est disposé, un long *filament* de chromatine ; à ce filament chromophile, Vejdovsky, étudiant des objets animaux, a donné le nom de *chromonema* (1912) ; au substratum achromatique, on réserve celui de *matrix* (Sharp, 1929).

Les premières observations sur lesquelles peuvent s'appuyer les partisans de cette interprétation sont celles de Baranetzky (1880) ; cet auteur, étudiant les chromosomes dans des cellules-mères polliniques encore vivantes (dans des anthères légèrement écrasées) de diverses espèces de *Tradescantia*, signala que ces éléments paraissent être faits de deux matières : chacun se présente en effet, comme formé d'une substance fondamentale dans laquelle serait enrobé un filament spiralé fait d'une matière plus réfringente et plus dense constituant peut-être, une sorte d'armature résistante. Strasburger (1882), puis Farmer et Shove (1905) confirmèrent ensuite que les chromosomes de *Tradescantia* offrent une structure hétérogène (alternance de disques clairs et sombres) et quand Mlle Van Herwerden voulut trouver, dans le Règne végétal, un terme de comparaison avec les curieux filaments chromatiques des noyaux des cellules des glandes salivaires des Chironomes, c'est chez des *Tradescantia* qu'elle les rechercha ; elle aussi observa (1910), de fait, que les chromosomes de ces plantes, comme

le filament chromatique des Chironomes, paraissent être constitués d'une succession de disques alternativement clairs et sombres.

Cette hérétogénéité chromosomique, Mlle Kaufmann a cru (1926) la retrouver et en préciser la nature dans les préparations colorées d'objets fixés de *Tradescantia pilosa* ; chaque chromosome, d'après elle, comporte une matrix — répondant à la matière la moins réfringente observée sur le vivant — matrix dans laquelle court un couple de filaments spiralés étroitement entrelacés ; ceux-ci correspondraient à la substance réfringente vue dans le matériel frais, et dont Baranetzky seul aurait correctement aperçu la disposition. A l'anaphase et à la télophase, la matrix retient assez fortement les colorants ; les chromonemas sont peu visibles et les chromosomes présentent, au premier abord, un aspect homogène. Quand les noyaux-fils se constituent, la structure des chromosomes devient plus nette : dans chacun d'eux, on aperçoit la double spire des chromonemas, se détachant sur le fond peu colorable de la caryolymphe ; entre ces filaments, des anastomoses se forment et le réseau de l'état quiescent se trouve ainsi peu à peu réalisé. A la prophase, ces anastomoses disparaissent, et l'on aperçoit la cavité remplie de fines et longues spirales chromatiques étroitement jumelées ; autour de chacune de ces paires de chromonemas se condense un peu de caryolymphe, qui constitue la matrix. Dans celle-ci, les chromosomes deviennent plus ou moins rectilignes ; entre chacun d'eux apparaît, dans la substance constituant la matrix, une fissure longitudinale. Les deux chromosomes-fils ainsi séparés ne contiennent plus qu'un chromonema chacun ; mais, dès la métaphase, et tandis qu'ils sont encore disposés à l'équateur du fuseau, ce chromonema se dédouble. Ainsi, sauf pendant un stade très court immédiatement consécutif au clivage longitudinal, les chromosomes comportent deux chromonemas spiralés ; ces filaments paraissent même représenter la partie essentielle du chromosome : la matrix ne serait que de la caryolymphe condensée. Enfin, on remarquera que, dans cette hypothèse, les chromonemas séparés, dans deux chromosomes-fils, à chaque fin de prophase, sont les moitiés du chromonema unique clivé à la précédente métaphase.

Kuwada (1927), Sakamura (1927), Sharp (1929), Shinke (1930), à la suite de recherches sur des objets à grands chromosomes, notamment *Tradescantia virginiana*, *T. pilosa* et *Vicia Faba*, puis Teleszynsky (1930), après des observations sur les poils staminaux *vivants* de *T. virginiana*, ont confirmé, non sans les modifier par quelques détails, les résultats obtenus par Kaufmann.

On doit à Martens des descriptions fort soigneuses et sensiblement différentes du comportement des chromonemas. Pour le cytologiste belge, en effet, le chromonema n'est pas constamment double ; c'est, à la prophase (fig. 141, I et II), un filament, continu ou interrompu, dont l'ensemble forme un système de travées, courbes ou rectilignes, courant en zig-zag d'un bord à l'autre du substratum achromatique. Vers la fin de la prophase (fig. 141, III), la matière chromophile paraît s'accumuler dans la région marginale du chromosome, aux angles du zig-zag ; ainsi

se forment deux séries parallèles d'empâtements, bientôt confluents en deux liserés sinueux, fortement colorables, réunis par quelques anastomoses très ténues (fig. 141, IV) ; entre eux, la matrix achromatiquesubit un clivage longitudinal (fig. 141, V) et chacune de ses moitiés emporte avec elle un des festons colorables qui ne tarde pas à devenir, à nouveau, un filament en zig-zag. A la métaphase et à l'anaphase, les chromosomes-fils sont uniformément colorables (fig. 141, VI) ; mais vers la fin de la mitose, les chromonemas peuvent être mis, de nouveau, en évidence (fig. 141, VII) ; à la télophase

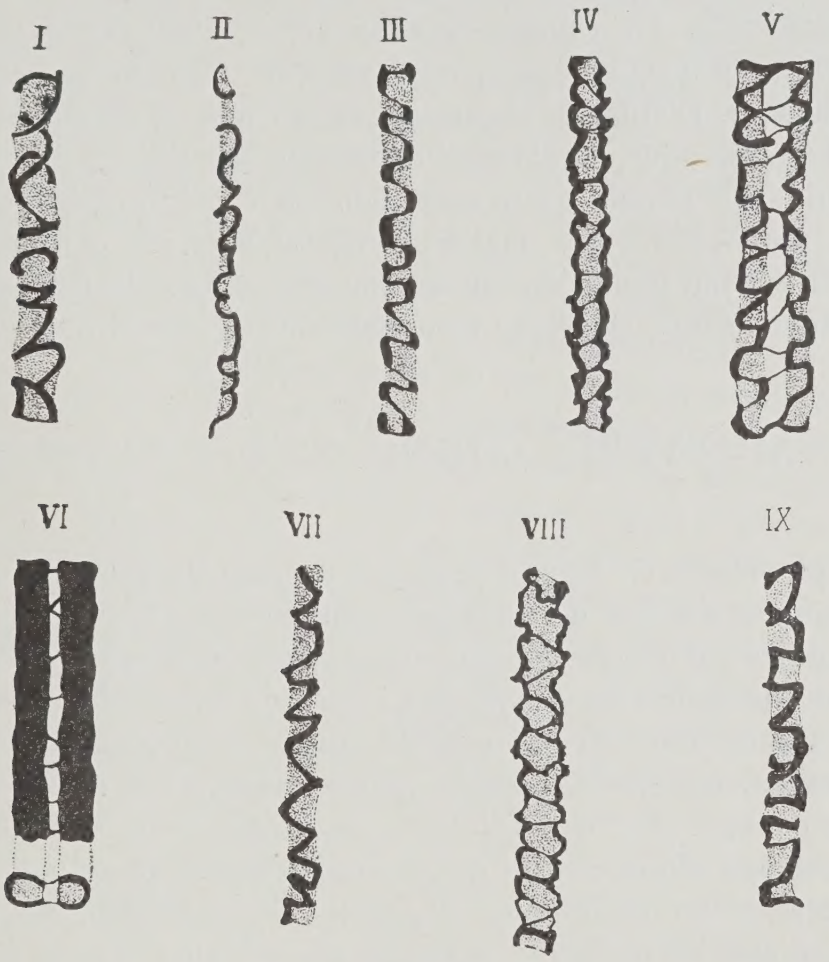


Fig. 141. — Schéma du cycle de l'évolution chromosomique chez *Paris quadrifolia*. — I. Chromosome prophasique au début de la période d'allongement (début du cycle).— II. Chromosome aminci à la fin de la période d'allongement. — III. Début de la répartition bilatérale de la matière constitutive du chromonéma. — IV. Achèvement de la répartition bilatérale du chromonéma. — V. Fissuration de la matrix achromatique. — VI. Chromosome métaphasique clivé et uniformément colorable. — VII. Chromosome anaphasique dans lequel le chromonéma devient de nouveau visible. — VIII. Chromosome télophasique avec chromonéma scalariforme. — IX. Chromosome à la fin de la télophase (fin du cycle) [d'après Martens, 1922].

(fig. 141, VIII), ils présentent, dans chaque chromosome, une disposition scalariforme, avec deux bandes latérales, épaisses et sinueuses, réunies par de fins tractus transversaux : aspects qui — Martens le fait très justement remarquer — ont évidemment suggéré plus d'une fois l'idée erronée d'un clivage télophasique des chromosomes (Cf. p. 220). Enfin, l'anastomose des divers chromonemas reproduit le réseau de l'état quiescent.

Toutes ces descriptions devaient être relatées car elles concernent des images souvent observées et — on vient de l'indiquer — mal interprétées ; mais il est encore douteux que ces aspects correspondent à des structures réelles. Sakamura, ne pouvant déceler le chromonema par les méthodes cytologiques courantes, a dû, pour le voir, faire précéder la fixation des objets d'un traitement à l'eau bouillante ou à l'alcool chaud (1927). Dans l'œuvre de Kaufmann, l'interprétation ne paraît pas à l'abri de toute critique. Enfin, le contrôle de l'observation *in vivo* est absent ou n'a pas donné les résultats attendus ; il semble que Martens n'ait jamais vu de chromonemas dans les cellules vivantes (1927, 1929) et, dans les microphotographies de Teleszynsky, on n'aperçoit rien de ce que l'auteur a voulu démontrer. D'ailleurs, Eichhorn assure que le chromonema est un artifice ; il en provoque, à volonté, l'apparition par l'usage de certains fixateurs (liquide de Perenyi, par exemple). Sa conclusion, identique à celle défendue, jusqu'à Martens, par l'Ecole de Louvain, est que, dans la généralité des cas tout au moins, les chromosomes sont des éléments homogènes, ne présentant aucune structure reconnaissable avec certitude.

CARACTÈRES CHIMIQUES DES NOYAUX

Il est très difficile de séparer le noyau du reste du protoplasma ; il serait donc également difficile de l'analyser chimiquement si certaines cellules n'existaient pas qui comportent un noyau relativement énorme entouré d'un revêtement très mince de cytoplasma ; dans de telles cellules, la masse du cytoplasma peut donc être considérée comme négligeable par rapport à celle du noyau. Les spermatozoïdes, par exemple, sont, chez les Végétaux supérieurs comme chez les Animaux, essentiellement constitués par un noyau enveloppé d'une couche extrêmement mince de cytoplasme, et par quelques dérivés cytoplasmiques (flagelles) ou paraplasmiques ; or, dans les testicules en état de maturité sexuelle de certains Animaux : Poissons ou Oursins, ces spermatozoïdes se trouvent en quantité suffisante pour se prêter à l'analyse chimique. Les lymphocytes, éléments essentiels du tissu lymphoïde des Animaux, sont aussi des cellules comportant un noyau très volumineux et peu de cytoplasma ; en analysant un organe riche en lymphocytes, tel que le thymus ou les ganglions lymphatiques des Mammifères, on peut compter que les résultats obtenus se rapporteront surtout à la substance nucléaire. De telles analyses (Hoppe-Seyler, 1871 ; Miescher, 1871, 1876 ; Kossel, 1893, 1898 ; Mathews, 1897 ; Burian, 1906 ; etc...) montrent que les noyaux sont constitués par des acides nucléiques et par certains protéides ; ceux-ci, dont la composition a pu être établie seulement dans quelques cas particuliers, doivent être extrêmement nombreux ; il est même possible que chaque espèce soit caractérisée par un ou plusieurs protéides nucléaires lui appartenant en propre (Cf. p. 16). La composition générale du noyau serait donc, dans

une certaine mesure, voisine de celle du cytoplasma (1), si toutefois ce dernier est, lui aussi, comme il semble résulter de certaines analyses (Cf. p. 402), constitué, en grande partie de nucléoprotéides.

Ce ne serait là, bien entendu, qu'une ressemblance tout à fait relative. Dans le cytoplasma, les acides nucléiques devraient être chimiquement liés à des protéides sous formes de nucléoprotéides (Cf. p. 402) ; mais, dans l'ensemble de ce système, les acides nucléiques, toujours combinés à un large excès de protéides, seraient masqués. Or, dans le noyau, les acides nucléiques sont, certes, souvent combinés à certains protéides ; mais la partie protéique de ces composés n'est pas toujours en excès ; tout au contraire, il semble que, dans les nucléoprotéides du noyau, les acides nucléiques soient, à certains stades au moins de l'évolution nucléaire, en excès par rapport aux protéides ; un excellent exemple de nucléoprotéides de ce type est la *nucléine* de Miescher (1871) ; ce corps, résultant de la dégradation, par la pepsine chlorhydrique, des nucléoprotéides les plus complexes, est encore un nucléoprotéide, mais un nucléoprotéide beaucoup plus riche en acides nucléiques que le nucléoprotéide primitif ; il présente, en conséquence, une réaction nettement acide et plusieurs autres caractères identiques à ceux des acides nucléiques. Enfin, il paraît certain que ces derniers peuvent se trouver souvent à l'état libre au sein du noyau.

Voici, d'ailleurs, quelques faits qui appuient, en les précisant, ces assertions. La matière qui forme les chromosomes et une partie au moins des grains, anastomosés ou non, du noyau quiescent, paraît être constituée de nucléines ou d'acides nucléiques ; ces éléments morphologiques fixent, en effet, les colorants basiques, premier indice de leur caractère nettement acide ; on les dit *basophiles* : un mélange de vert de méthyle (colorant basique) et de fuschine acide, agissant dans certaines conditions bien déterminées (réactif de Biondi-Heidenhain), les colore en vert ou en vert bleu, tandis que cytoplasma, nucléoles, fuseau et centrosomes sont teints en rouge (éléments *oxyphiles* ou *acidophiles*) ; or, ce même réactif, employé dans les mêmes conditions, confère précisément, *in vitro*, comme l'ont montré Malfatti (1891) et Lilienfeld (1893), une teinte verte aux acides nucléiques et une teinte vert bleu aux nucléines ; les composés

1. Macallum avait cru pouvoir soutenir (1892, 1908) que le noyau se distinguait des autres constituants protoplasmiques par sa grande richesse en fer masqué dans des combinaisons organiques. Il a montré, en effet, qu'en traitant, à chaud (60°), par du sulfhydrate d'ammoniaque fraîchement préparé, des coupes d'objets animaux ou végétaux, les noyaux et les chromosomes finissaient toujours par être colorés en noir verdâtre intense ; on peut, dès lors, obtenir la réaction du bleu de Prusse au niveau de ces éléments et la teinte verdâtre doit donc être imputée au démasquage du fer, puis à la formation d'un sulfure de ce métal. Mais la signification physiologique de ce phénomène a été très controversée (Adberhalden, Zacharias, etc...) ; d'après les recherches, plus récentes (1916) de Mlle Wiener, la réaction est due, en réalité, à des impuretés ferrugineuses contenues dans les réactifs, impuretés pour lesquelles le noyau et les chromosomes présenteraient un pouvoir considérable d'accumulation. Des analyses chimiques de sperme d'Oursin (Masing), de sperme de Hareng ou de thymus de Veau (Sauerland), ensembles de cellules très riches en matière nucléaire, n'ont, d'ailleurs, permis de déceler que d'infinitésimales quantités de fer. — On signalera, enfin, que la matière constitutive des chromosomes paraît opaque pour certaines parties du rayonnement ultra-violet (Köhler, 1904) ; von Schüstow a utilisé cette propriété dans l'étude de cetaines particularités controversées des processus de la phase typique d'*Allium Cepa* (1913).

moins riches en acides nucléiques se colorent en bleu, et d'autant plus faiblement qu'ils contiennent une moindre quantité de ces corps ; enfin, les protéides sans phosphore, ou les nucléoprotéides comportant un très large excès de leur partie protéique, fixent exclusivement le colorant acide, c'est-à-dire la fuchsine, et sont teintes en rouge. La pepsine en milieu chlorhydrique, ou l'extrait glycériné d'estomac, sont incapables de digérer la matière constitutive des chromosomes ou du réseau (Miescher, Zacharias, etc...) ; de même, elles laissent intacts, *in vitro*, les acides nucléiques ou les nucléines ; elles attaquent, par contre, toutes les autres parties du protoplasma et, *in vitro*, digèrent tous les protéides, y compris les nucléoprotéides autres que les nucléines. Mais les réactions microchimiques les plus couramment utilisées pour démontrer la prépondérance des acides nucléiques dans le noyau sont les suivantes.

Lilienfeld et Monti (1892), Pollacci (1894, 1895, 1898), Macallum (1898), ont cru pouvoir déceler les acides nucléiques ou les nucléines du noyau en démasquant l'acide phosphorique qui constitue une partie importante de leur molécule (Cf. p. 402). Ces auteurs traitent des coupes fixées, puis lavées par l'ammoniaque (pour enlever les phosphates minéraux) et par l'alcool absolu ou l'éther (pour enlever les lipides phosphorés), par une solution nitrique de molybdate d'ammoniaque ; le phosphore organique serait ainsi transformé en acide phosphorique, aussitôt combiné au molybdate sous forme de phosphomolybdate d'ammoniaque insoluble ; celui-ci serait ensuite mis en évidence, soit par l'acide pyrogallique, qui lui confère une coloration brune (Lilienfeld et Monti), soit par le chlorure de zinc qui lui confère une teinte bleue (Pollacci), soit, enfin, par le chlorhydrate de phénylhydrazine qui provoque également une coloration bleue (Macallum). Toutes ces réactions se produisent à l'endroit même de la cellule où sont les nucléines ou les acides nucléiques et, de fait, un grand nombre d'auteurs ayant utilisé ces techniques rapportent qu'elles confèrent des teintes très vives à la chromatine du noyau et spécialement aux chromosomes. Mais, depuis Raciborski (1893) jusqu'à Policard et Leulier (1925), ces réactions ont été vivement critiquées et considérées comme dépourvues de toute signification chimique précise. On n'en continue pas moins de les utiliser, en raison, sans doute, des colorations nucléaires très nettes qu'elles permettent d'obtenir dans un grand nombre de cas.

Aussi élégante, moins générale peut-être, mais indiscutable chimiquement, est la réaction découverte par Feulgen en 1924. Ce savant a montré que l'hydrolyse ménagée des acides nucléiques du type de l'acide thymonucléique, c'est-à-dire contenant des molécules sucrées *hexosiques* (cf. p. 402), fait apparaître rapidement des produits réducteurs ; ces produits, qui correspondent sans doute à des molécules d'acide nucléique simplifiées par le départ de bases puriques et la libération concomitante des fonctions aldéhydiques des hexoses, réduisent la liqueur de Fehling et colorent le réactif de Schiff (fuchsine décolorée par SO^2). Dans la pratique histochimique, les coupes sont traitées par HCl à 60° (hydrolyse) ; elles sont ensuite colorées par le réactif de Schiff : la chromatine est teinte en rouge violet intense.

Il semble donc que la chromatine des morphologistes réponde, au moins en grande partie, à des nucléoprotéides très acides, du type des nucléines, ou même à des acides nucléiques ; la nucléoline, la substance formant la caryolymphe ou le fuseau, correspondraient, au contraire, à des nucléoprotéides analogues à ceux du cytoplasma, ou à des protéides sans phosphore.

Enfin, les relations entre acides nucléiques et protéides ne sont pas identiques dans les noyaux des divers tissus, ni même aux différents instants de la vie d'un noyau. Les cytologistes ont toujours noté, au cours de leurs observations, que la quantité de chromatine contenue dans le noyau, en d'autres termes que la chromaticité de cet organe, est susceptible de variations très étendues. Les noyaux des spermatozoïdes sont généralement très riches en chromatine et le réactif de Biondi-Heidenhain les teint en vert ou en vert bleu intense ; dans la plupart des parenchymes, au contraire, les noyaux quiescents ne contiennent qu'une assez faible quantité de substances basophiles. Dans de nombreux cas, la chromaticité d'un même noyau, ou des noyaux d'une même lignée, augmente ou diminue, suivant les conditions physiologiques de la cellule ou de l'organe auquel ils appartiennent : ainsi, les noyaux des spermatozoïdes ne présentent pas, dès le début, la richesse en chromatine qui les caractérise au moment de leur maturité ; fort souvent, à mesure qu'un spermatozoïde subit le modelage auquel il devra sa forme définitive, son noyau, d'abord relativement pauvre en chromatine, devient de plus en plus avide de colorants basiques. Dans le noyau en caryocinèse, les parties basophiles sont généralement plus importantes que dans le noyau en interphase ou, surtout, à l'état de repos : les chromosomes forment une masse plus considérable que celle du réseau, presque toujours si grêle, ou des grains minuscules du noyau quiescent ; les noyaux en mitose, dont les chromosomes sont l'élément le plus important, retiennent surtout le vert de méthyle, lorsqu'on les colore par le mélange de Biondi-Heidenhain ; dans la majorité des tissus, les noyaux au repos, traités par ce même réactif, offrent au contraire, ainsi qu'on vient de l'indiquer, une teinte rouge prédominante. Il semble donc que le passage de l'état de repos à l'état de division soit marqué par une dislocation des nucléoprotéides préexistants et peut-être aussi par une synthèse d'acides nucléiques ; le passage de l'état de division à l'état de repos serait, au contraire, caractérisé par une assimilation, par les nouveaux noyaux, de protéides sans phosphore et par une combinaison de ceux-ci aux acides nucléiques et aux nucléines provenant des chromosomes. Et, comme le suggèrent les quelques faits indiqués ci-dessus, beaucoup d'autres phénomènes physiologiques paraissent liés à des modifications analogues dans l'état des constituants chimiques du noyau, sans qu'il soit possible de préciser le déterminisme ou la signification de ces changements (1).

1. Les mémoires de Zacharias (1910) et de Pratje (1920) constituent des mises au point très complètes, et dont le seul défaut est d'avoir vieilli, des questions concernant la chimie du noyau ; on trouvera, par exemple, dans la première de ces études, une analyse détaillée des nombreux travaux de Zacharias sur les caractères microchimiques comparés du noyau et du cytoplasme dans les cellules végétales. L'article de Mathews, qui constitue le premier chapitre du Traité d'E. V. Cowdry (1925) comporte un intéressant exposé, relatif à la chimie de la chromatine.

FONCTION DES NOYAUX

On possède de nombreuses données relatives aux fonctions du noyau ; les unes résultent d'*expériences* effectuant la suppression du noyau, ou d'une partie de la substance nucléaire ; les autres consistent en *observations* de certaines attitudes du noyau, attitudes ayant une signification physiologique plus ou moins précise. La plupart de ces données suggèrent que le noyau intervient très largement, comme Claude Bernard l'avait prévu, dès 1878, dans les processus synthétiques dont la cellule est le siège.

Données expérimentales.

Le noyau est un organe essentiel du protoplasma ; sa présence est indispensable, en effet, au fonctionnement de celui-ci ; deux ordres de faits le prouvent: d'une part, ainsi qu'on l'a signalé plus haut, on ne connaît pas, d'une manière sûre, de protoplasma sans noyau ou sans substance nucléaire ; — d'autre part, un grand nombre de faits, dont il suffira de donner ici quelques exemples, démontrent qu'une cellule privée de son noyau n'est pas viable.

C'est par bien des moyens différents que le noyau peut être supprimé d'une cellule.

Nussbaum (1884), Gruber (1885), Balbiani (1889), Verworn (1889), et autres, ont réussi à couper en deux morceaux, par des scalpels très fins, des organismes inférieurs, unicellulaires, Infusoires ou Rhizopodes (expériences dites de *mérotomie*) ; le plus souvent, le noyau reste tout entier dans l'un des fragments ; on suit alors les destinées respectives de l'un et de l'autre ; des expériences fondamentales ont été faites, en 1889, par Balbiani, sur un Infusoire de grande taille, *Stentor coeruleus*; cet animalcule est constitué par une seule cellule, longue de 0 mm. 5 environ, terminée en pointe à son extrémité inférieure et dont l'extrémité supérieure, très large, est occupée par un entonnoir buccal garni de cils vibratiles ; cet organisme unicellulaire possède un noyau offrant la forme d'un long cordon noueux. Balbiani réussit à couper en deux ou trois morceaux cette cellule déjà si compliquée ; tout fragment ainsi détaché qui contient encore au moins un nœud du cordon nucléaire, non seulement survit d'une manière parfaite, mais encore se développe et reproduit un nouvel individu identique à celui dont il a été enlevé ; tout fragment dépourvu de substance nucléaire, est, au contraire, fait en accord avec la notion du rôle du noyau dans les synthèses, incapable de régénérer un nouvel organisme et meurt plus ou moins lentement.

Plus délicate, peut-être, que la mérotomie, est l'action de ces Chytridinées ou de ces Bactéries, décrites par P. A. Dangeard, (1896, 1902, 1910), dont les germes s'introduisent dans la cellule constituant le corps d'une Amibe ou d'une Euglène, vont se fixer dans le noyau et se développent aux dépens de celui-ci, qu'ils finissent par détruire totalement (parasites nucléophages) ; mais la relation de ces faits n'a pas été suivie de recherches systématiques sur les conséquences de cette disparition du noyau.

Des données très intéressantes ont été, enfin, acquises dans ce domaine par les travaux de KLEBS (1887, 1888), de GERASSIMOW, (1890 à 1905), de HABERLANDT (1887, 1919, 1927), de TOWNSEND (1897), de VAN WISSELINGH (1904, 1909, 1915) et d'autres botanistes ; ces savants ont soumis des Algues filamenteuses (*Œdogonium*, *Spirogyra*, etc...) et des cellules de Mousses ou de Végétaux supérieurs à l'action d'agents physiques : solutions plasmolysantes et centrifugation, qui morcèlent la cellule en fragments dont les uns sont nucléés et les autres sans noyau ; froid, anesthésiques (éther, chloral), facteurs susceptibles d'inhiber la caryocinèse ; tout noyau se trouvant alors en voie de division revient aussitôt à l'état de repos sans que ses chromosomes se soient séparés ; mais la formation de la nouvelle paroi n'est pas empêchée ; l'ébauche de celle-ci s'achève normalement, séparant deux territoires de protoplasma dont l'un est pourvu et l'autre dépourvu de noyau.

Dans l'ensemble, toutes ces observations ou expériences conduisent au même résultat : du protoplasma privé de noyau n'est pas immédiatement tué. Les Amibes ou les Euglènes dont le noyau est intégralement détruit par le parasite développé à ses dépens continuent à se mouvoir, à capter des particules alimentaires et à les digérer ; la survie est même assez longue pour que P. A. DANGEARD n'ait pas observé que les nucléophages fissent périr la cellule qui les nourrit. Les fragments sans noyau des Protozoaires découpés par VERWORN se meuvent et répondent aux excitations d'une manière normale ; ils peuvent même ingérer de la nourriture, sans toutefois l'utiliser. Des cellules sans noyau de *Funaria* ou de Spirogyre peuvent, d'après KLEBS et GERASSIMOW, rester vivantes pendant plusieurs semaines. Mais, toujours, après une survie plus ou moins prolongée, le protoplasma sans noyau finit par mourir ; en aucun cas, il ne présente de croissance appréciable et toute possibilité de multiplication est exclue pour lui (1).

Or, il semble que l'on puisse préciser *quantitativement* ce rôle du noyau en énonçant la règle suivante : *dans chaque espèce, le minimum de substance nucléaire pouvant assurer la croissance et la reproduction des cellules correspond au stock haploïde de chromosomes.* Les faits sur lesquels est basée cette règle, paraissent, en effet très significatifs.

1. Cette conclusion générale paraît, pour l'instant, seule possible car, si l'on envisage les détails, des obscurités apparaissent. D'après KLEBS, HABERLANDT, TOWNSEND, les fragments protoplasmiques sans noyaux, isolés par plasmolyse, restent nus, c'est-à-dire ne peuvent pas élaborer de paroi autour d'eux ; ils seraient, au contraire, doués de ce pouvoir, d'après PALLA (1889, 1890, 1906), ACQUA (1891, 1910) et BOBILLIOFF-PREISSER (1917). KLEBS et HABERLANDT ont constaté que des fragments protoplasmiques sans noyau de *Funaria* sont incapables de former de l'amidon, bien qu'ils dégagent de l'oxygène à la lumière, comme on peut le constater par la méthode des Bactéries d'ENGELMANN. Mais GERASSIMOW et VAN WISSELINGH, après KLEBS lui-même, observent que la synthèse chlorophyllienne de l'amidon est possible, en l'absence du noyau, chez les Conjuguées (*Zygnema*, *Spirogyra*). Enfin, KLEBS, GERASSIMOW et VAN WISSELINGH sont également d'accord pour admettre que les fragments cellulaires sans noyau sont, toujours chez les Conjuguées, incapables d'utiliser l'amidon accumulé dans les chloroplastes ; et ce fait a parfois, mais sans raisons suffisantes, semble-t-il, été considéré comme indiquant une respiration amoindrie. On est ainsi conduit à envisager la notion, que l'on retrouvera plus loin (Cf. p. 249), d'un rôle possible du noyau dans les oxydations.

Tout d'abord, on a constaté qu'aucun gamétophyte de Végétal supérieur ne peut se développer s'il ne possède la collection complète des chromosomes haploïdes ; à la suite d'anomalies mitotiques, des grains de pollen contenant un ou deux chromosomes de moins que le nombre haploïde, se forment assez souvent chez certains Végétaux supérieurs : ces grains ne sont pas viables et dégénèrent (Belling et Blakeslee : *Datura* ; Belling : *Uvularia* ; Babcock : *Crepis* ; Frost et Mann : *Matthiola*, etc...).

On a observé, d'autre part, dans certaines plantes, des appareils végétatifs, normaux en apparence, bien que pourvus exclusivement, par exception à la règle, de noyaux haploïdes à la place de noyaux diploïdes : ce sont les *mutants haploïdes*, nés sans doute par parthénogenèse générative (Cf. p. 866), découverts par Blakeslee et Belling (1922) chez *Datura Stramonium*, et retrouvés par Clausen et M. Mann (1924) chez *Nicotiana Tabacum*, par M. Lesley-Mann et Frost (1928), chez *Matthiola*, puis, par divers auteurs, chez d'autres plantes qui seront citées plus loin (Cf. p. 871). De tels cas ne paraissent pas être très fréquents, et les individus pourvus de la moitié seulement de leur stock chromosomique habituel sont moins robustes que les plantes diploïdes normales. Chez les Animaux, les embryons haploïdes obtenus par parthénogenèse artificielle présentent, aux aussi, une faible constitution et même, en règle générale, meurent longtemps avant d'avoir atteint leur complet développement.

Enfin, le noyau n'est pas susceptible d'une existence isolée : de même que du protoplasma privé de noyau est voué à une mort plus ou moins lente, de même un noyau ne saurait survivre bien longtemps à une séparation d'avec les autres constituants protoplasmiques. Un cas de ce genre est réalisé, dans des conditions naturelles, chez les *Cystoseira* ; chez ces Fucales, l'oogone, primitivement uninucléé, est, au cours de son développement, le siège de 3 mitoses ; or, deux oosphères seulement sont formées dans cet oogone ; à chacune est dévolu un des 8 noyaux résultant de ces mitoses. Les 6 autres noyaux restent inutilisés et sont, ainsi que Sauvageau l'a montré par une étude précise (1911), rejetés dans l'enveloppe mucilagineuse entourant les deux oosphères ; ces noyaux surnuméraires peuvent survivre assez longtemps dans ce mucilage, *c'est-à-dire en dehors de tout protoplasme* ; mais ils sont incapables de division et finissent pas dégénérer.

Données d'observations.

Noyau, cytoplasme et chondriome sont donc associés fonctionnellement d'une manière inséparable et très intime. Mais cette union présente un caractère extrêmement complexe et n'est connue que d'une manière très superficielle. On envisagera, dans un autre chapitre, les faits relatifs au rôle éventuellement joué par le noyau dans l'hérédité, et l'on étudiera exclusivement ici les *données d'observation* concernant l'existence de rapports entre le noyau et l'ensemble du protoplasma. Celles-ci peuvent être, pour la commodité de l'exposé, distribuées en six catégories différentes suivant qu'elles expriment : *a*) des relations de volume entre le noyau et

le cytoplasma (rapport nucléo-plasmatique) ; *b*) des rapports éventuels entre le noyau et les processus d'oxydation ; *c*) le nombre et les formes spéciales du ou des noyaux dans certaines cellules ; *d*) une contiguité entre les noyaux et certains constituants protoplasmiques ou certaines inclusions ; *e*) enfin, des émissions dans le cytoplasme, par le noyau, de matières figurées.

Les rapports de volume entre le noyau et le cytoplasme : le rapport nucléoplasmatique (R. N. P.).

R. Hertwig a été le premier, en 1903, à formuler nettement cette règle générale, qu'un rapport, variable suivant les espèces et les variétés cellulaires, mais constant pour un même type de cellules, à un état physiologique donné, existe entre le volume du noyau et le volume total du protoplasme ; ce quotient $\frac{\text{volume du noyau}}{\text{volume du protoplasme}}$ est appelé *rapport nucléo-plasmatique* (R. N. P.) ; chaque valeur du R. N. P. indique, pour chaque catégorie cellulaire, un équilibre physiologique déterminé ; cette valeur se maintient fixe, tant que se maintient le même régime ; elle change si celui-ci change, si les conditions de nutrition, par exemple, sont modifiées. Il semble donc que la matière constitutive des noyaux soit une *constante cellulaire* au même titre que d'autres constituants chimiques du protoplasme, les lipoïdes, par exemple (Cf. p. 429).

Les faits de cet ordre sont extrêmement nombreux; avant les généralisations de R. Hertwig, divers biologistes et, notamment, Gerassimow (1902), à la suite de recherches classiques sur *Spirogyra bellis*, avaient remarqué que le volume de la cellule est fonction directe de celui de son noyau. Voici d'autres exemples, plus récents, de faits de cet ordre.

Dans les cellules stomatiques de *Vicia Faba*, étudiées par Weber (1925), le volume du noyau varie considérablement suivant les conditions physiologiques, le volume total de la cellule demeurant fixe. Dans l'une et l'autre cellule d'un stomate fermé, le noyau présente la forme d'un fuseau allongé. Dans les stomates *ouverts*, ces noyaux ont toujours un autre aspect ; ils sont plus ou moins irrégulièrement sphériques ou même amoeboïdes et, suivant les dessins de l'auteur, très nettement contractés. Or les cellules stomatiques contiennent une grande quantité d'amidon quand les stomates sont fermés ; elles n'en possèdent plus que des traces quand ils sont ouverts. Ainsi, les changements subis par le noyau paraissent corrélatifs de cette charge amylacée. Dans des stomates venant de s'ouvrir, les deux cellules stomatiques, riches encore en amidon, possèdent chacune un gros noyau fusiforme ; c'est le cas des stomates observés dans la matinée d'un jour nuageux et humide ; dans l'après-midi, l'amidon ayant diminué ou disparu, les cellules stomatiques ont un noyau contracté grossièrement sphérique. Il est enfin des cas — peu fréquents — où les deux cellules d'un même stomate se comportent d'une manière différente quant à la teneur en amidon ; l'une est abondamment pourvue de cette substance : elle ren-

ferme un gros noyau fusiforme. L'autre ne contient plus d'amidon : son noyau est irrégulièrement sphérique.

Dans le même ordre de faits, les travaux de MAIGE (1922-23-25) paraissent plus précis, parce que basés sur des expériences et comportant des données numériques. MAIGE a réussi à soumettre des embryons de Haricot au jeûne glucidique ; ces embryons sont extraits de la graine, sectionnés en deux parties et déposés, à la température de 24°, sur du buvard humecté d'eau pure. L'amidon de réserve est utilisé, puis l'embryon peut rester désormais en état de jeûne pendant plus de huit jours. Les dimensions des noyaux (examinés au niveau des surfaces de section) diminuent alors ; leur diamètre moyen, de 11, 8 μ au moment de la disparition de l'amidon, tombe à 8,4 μ deux jours après et à 6,8 μ au sixième jour. Ainsi, le jeûne glucidique détermine une considérable diminution de la masse du noyau. Ces mêmes fragments d'embryon sont portés ensuite sur du buvard humecté, cette fois, d'une solution sucrée (saccharose, lactose, maltose, glucose, fructose, galactose). Le volume du noyau s'accroît aussitôt : ainsi, des noyaux mesurant 6,6 μ en moyenne à la fin du jeûne, atteindront 12,1 μ après 48 heures de séjour sur une solution de saccharose à 5 %. Sans attendre l'état de jeune, on peut observer la diminution du volume des noyaux chez des embryons digérant leur amidon. A 34°, ces variations sont plus marquées qu'à 24°. A 10°, au contraire, les noyaux augmentent de volume au cours de la digestion de l'amidon. MAIGE considère qu'à cette température, la lenteur de l'hydrolyse et la forte teneur en sucre des cellules, facteurs favorables à l'accroissement nucléaire, c'est-à-dire à l'augmentation du R. N. P., « sont susceptibles de créer des conditions physiologiques suffisamment distinctes de celles réalisées à 24° et 34°, pour justifier les différences obtenues dans les résultats ». Des faits du même ordre ont été observés dans des rejets de Pomme de terre, prélevés, alors qu'ils sont bourrés de grains d'amidon volumineux, sur le tubercule, puis abandonnés à des températures variées, sur du buvard humide. Ces données montrent, avec précision, l'existence de différents états d'équilibre entre le volume du noyau et celui de la cellule, variables avec le régime et traduits chacun par un R. N. P. distinct.

Enfin, Mlle LE BRETON et SCHAEFFER (1923) ont exprimé et mesuré chimiquement le R. N. P., en évaluant, d'une part, l'azote des aminopurines, représentatif des acides nucléiques des noyaux, d'autre part l'azote total des cellules ; celui-ci constitue le dénominateur, celui-là le numérateur d'une fraction dont le quotient doit correspondre sensiblement au R. N. P. Ces auteurs ont ainsi vérifié et précisé, par la voie chimique et sur des objets animaux (embryons), les données les plus générales acquises avant eux sur le R. N. P. par la voie morphologique.

Rapports supposés entre le noyau et les processus d'oxydation.

J. LOEB a cru pouvoir admettre (1899, 1906), à la suite de recherches sur la segmentation de l'œuf d'Oursin, que le pouvoir oxydant des cellules

serait fonction de la surface de leur noyau. Lillie a soutenu (1902), lui aussi, cette hypothèse et s'est, de plus, efforcé de la vérifier au moyen du réactif de Röhmann et Spitzer (composé de diméthylparaphénylènediamine, de naphtol et de soude, en proportions équimoléculaires), ou d'autres mélanges analogues, tous susceptibles de former, par oxydation, du bleu d'indophénol ; il a constaté que, dans un grand nombre de cas, les noyaux bleuissent sous l'influence de ces réactifs, et se comportent ainsi comme des centres d'oxydation. Unna a obtenu (1911) des résultats similaires au moyen des leucodérivés du bleu de méthylène et, notamment, du blanc de rongalite. Osterhout, enfin (1917), a observé que, dans les cellules de *Monotropa uniflora*, le pigment brun-noir formé par oxydation d'un chromogène préexistant, apparaît d'abord au niveau du noyau. Marcel Prenant a, plus récemment (1924), repris l'étude générale de ces faits en traitant un grand nombre de cellules, animales ou végétales, par des réactifs des oxydases ou peroxydases (réactifs de Röhmann et Spitzer, d'Unna, de Madelung) ; il a vérifié ainsi que le noyau est très souvent capable d'oxyder ces mélanges, comme le prouve la teinte bleue qu'il prend à leur contact ; dans certains cas favorables, il est même possible de préciser que le bleuissement est localisé au niveau de la chromatine. Mais ce pouvoir oxydant n'est pas général et, surtout, ne présente aucun rapport avec l'intensité physiologique des oxydations dans la cellule considérée. Rapkine et Wurmser ont, d'autre part, constaté (1927), par la micro-injection d'indicateurs convenables, dans certaines cellules animales, que le potentiel d'oxydo-réduction (rH^2) du noyau ne paraît pas sensiblement différent de celui du cytoplasme. Les travaux les plus récents ne confirment donc pas la théorie de Loeb-Lillie, mais, au contraire, incitent à douter de son bien-fondé.

Nombre et formes des noyaux contenus dans certaines cellules.

Dans les cellules nourricières des tétraspores (cellules nourricières des spores chez les Ptéridophytes ; cellules nourricières des grains de pollen chez les Phanérogames), dans le placenta des Algues rouges, dans des galles très diverses (Cf. p. 171), éléments au sein desquels a lieu une active élaboration de matériaux nourriciers destinés, dans le premier cas aux grains de pollen, dans le second cas à des spores, dans le troisième cas au parasite, on observe souvent des noyaux incisés, composés de multiples lobes ; il en est de même dans de nombreux types de cellules glandulaires chez les Animaux. Il arrive aussi que, dans ces mêmes éléments nourriciers, les incisures du noyau devenant plus profondes, ce dernier se trouve découpé, fragmenté, en plusieurs noyaux plus petits (Cf. p. 189). Parfois, enfin, les noyaux se multiplient, dans des cellules nourricières, par caryocinèse. Dans tous les cas, la surface de contact entre la substance nucléaire et le cytoplasma est très fortement accrue ; il semble donc que de tels dispositifs soient de nature à permettre, et traduisent d'une manière visible, l'existence, dans ces territoires protoplasmiques qui sont des centres très actifs d'élaboration, d'échanges intensifs entre noyaux et

cytoplasma. Il est vraisemblable que toutes ces images n'expriment que l'exagération locale, sous l'influence de conditions physiologiques déterminées, de phénomènes intervenant normalement et partout.

Contiguité entre les noyaux et d'autres constituants du protoplasma.

Les faits relatifs à l'existence de rapports constants entre le noyau et certaines parties du protoplasma sont nombreux. Haberlandt a montré, par exemple (1877), que, quand une cellule s'accroît, le noyau se place souvent dans la région de croissance : ainsi, dans les poils absorbants qui croissent en longueur par leur extrémité, le noyau occupe régulièrement cette extrémité. Le noyau semble aussi exercer un rôle dans la formation de la membrane car, dans les cellules épidermiques de *Cypripedium insigne*, dont une des faces de la paroi forme un épaississement saillant à l'extérieur, le noyau émigre toujours dans la région où apparaît cet épaississement. Cependant, les faits relatés par Haberlandt n'ont pas pu être généralisés, car, chez les Basidiomycètes, les noyaux n'émigrent dans les basidiospores qu'après la formation définitive de celles-ci (Maire). Il en est de même dans le phénomène du bourgeonnement des Levures dans lequel le noyau ne commence à se diviser que quand le bourgeon a déjà presque achevé sa croissance (Guilliermond).

On a observé aussi, à de nombreuses reprises, des rapports étroits de contiguité entre les plastes et le noyau : les plastes en voie d'élaborer de l'amidon sont souvent groupés contre la surface du noyau. Les grains, dits d' « amidon floridéen », des Algues rouges, corps qui naissent au sein du cytoplasme et non dans des plastes, se forment très souvent au contact immédiat de la membrane nucléaire (Mangenot, 1923) ; il semble qu'émane du noyau une substance indispensable à la condensation des sucres en « amidon » par le cytoplasme ou par les chondriosomes.

Emission, dans le cytoplasme, de matières figurées formées par le noyau.

Les données de cet ordre sont très nombreuses ; mais la plupart reposent sur des erreurs d'interprétation et ne présentent plus qu'un intérêt historique. On divisera cet exposé en deux parties, en envisageant successivement les faits relatifs à des émissions de chromatine à l'extérieur du noyau, puis ceux qui concernent l'élaboration, par le noyau, de certaines matières distinctes de la chromatine.

Des émissions de chromatine à l'extérieur du noyau ont été signalées, à de nombreuses reprises, depuis Gruber (1884), chez divers Protozoaires. De 1899 à 1904, Richard Hertwig étudie ces faits avec beaucoup d'attention et montre que, chez l'Héliozoaire *Actinosphœrium Eichhorni*, soumis soit à l'inanition, soit, au contraire, à une hypernutrition, les noyaux émettent, dans le cytoplasma, de nombreux granules intensément basophiles auxquels ce savant donne (1902) le nom de *chromidies* ; les quelques noyaux que

contient la cellule d'*Actinosphœrium* peuvent même se résoudre intégralement sous forme de chromidies qui se dispersent dans le cytoplasma où elles constituent un ensemble réticulé : le *réseau chromidial*. Ces chromidies des Héliozoaires ne jouent aucun rôle dans les phénomènes de reproduction ; leur apparition est exclusivement liée à des états spéciaux de nutrition ; Hertwig pense que leur émission est un mécanisme permettant à la cellule de modifier, sous l'influence de conditions trophiques particulières, le R. N. P. ; Mesnil (1905) leur réserve, en conséquence, le nom de *trophochromidies*. Il faut, en effet, les distinguer des chromidies d'un autre type, décrites par R. Hertwig chez *Arcella vulgaris* (1902), puis par Schaudinn chez le Foraminifère *Polystomella* et certaines Entamibes (1903) ; il s'agit, encore ici, d'émissions nucléaires, sous forme de grains basophiles dispersés dans le cytoplasma suivant des travées réticulées ; mais, aux dépens de ce *réseau chromidial*, se constituent ensuite, dans chaque cellule, de nombreux petits noyaux, tandis que le noyau primitif disparaît ; chacun de ces petits noyaux d'origine chromidiale serait dévolu, selon Schaudinn, à un minuscule gamète, Les chromidies de ce type seraient donc *génératives*, seraient, par opposition aux trophochromidies, des *idiochromidies* (Mesnil, 1905).

Ces faits appartenant au domaine de la Protistologie, Goldschmidt a voulu (1904) les généraliser à l'ensemble des Métazoaires ; pour ce savant et pour ses disciples (Wassilieff, Popoff, Buchner), le noyau serait, chez les Métazoaires, susceptible d'excréter, dans des conditions physiologiques ou pathologiques diverses, des grains de chromatine basophile (*basichromatine* ; ce sont ces grains, plus ou moins volumineux, dispersés dans le cytoplasma, soit à l'état isolé, soit groupés en traînées réticulées, que l'on aurait décrits sous les noms de chondriosomes, de pseudo-chromosomes, d'appareil de Golgi, de « Nebenkern », d'ergastoplasma, etc... Cette basichromatine expulsée serait, selon Goldschmidt et ses élèves, toujours de la *trophochromatine* ; l'*idiochromatine*, essentiellement constitutive des chromosomes, demeurerait chez les êtres supérieurs, dans le noyau.

La théorie chromidiale de Goldschmidt a été appliquée à l'étude des cellules végétales par Von Derschau (1911, 1914) et par Stauffacher (1911). Le noyau est, pour ces cytologistes, la source unique des substances fondamentales du métabolisme cellulaire : l'oxychromatine et la basichromatine. L'oxychromatine, ou chromatine *oxyphile* (cf. p. 241), issue des nucléoles, s'étend sur tout le réseau cytoplasmique. A cette oxychromatine, imbibant complètement noyau et cytoplasma, se superpose la basichromatine, sous forme de grains plus ou moins volumineux. Ce sont ces derniers et leur substratum oxychromatique qui donnent lieu aux aspects décrits sous les noms de kinoplasma, ergastoplasma, chondriosomes, etc... ; les chloroplastes naissent aussi d'extrusions de chromatine, cette substance venant former, dans le cytoplasma, sur le squelette oxychromatique, de petits amas réguliers. Un autre botaniste, Arnoldi, soutient (1913) que, chez les Valoniacées du genre *Dictyosphæria*, les chloroplastes apparaissent au contact du noyau et ont une origine nucléaire très nette. Enfin, dans le même

ordre d'idées, Beer signale (1911), dans les éléments du tapis d'*Ipomea purpurea*, des chromidies filamenteuses principalement groupées autour des noyaux manifestant donc, par là, leur origine nucléaire, et Tischler observe (1906) des faits analogues dans les cellules nourricière du pollen chez d'autres Angiospermes.

Dans le domaine des Végétaux inférieurs, des chromidies ont été également signalées. Ainsi, chez une Chytridinée, *Polyphagus Euglenæ*, Wager indique (1913) que les 2 noyaux sexuels, réunis côte à côte dans le zygote, expulsent du matériel chromatique, à l'état de masse amorphe ou de granules et deviennent plus petits et moins colorables ; les deux masses chromidiales ainsi formées se fusionneraient ensuite (*chromidiogamie*).

Il est inutile de donner d'autres exemples de descriptions analogues, car il est établi maintenant (Cf. Chatton, 1910 ; P. A. Dangeard, 1910 ; Mascré, 1921, etc...), que celles-ci reposent sur des erreurs d'interprétation. Il n'est pas exclu que, chez certains Protistes, le noyau expulse dans le cytoplasma, à certains stades bien définis, une certaine quantité de chromatine ; mais il est parfaitement établi aujourd'hui que, chez tous les autres êtres, de semblables émissions de chromatine ont un caractère absolument exceptionnel (Cf. p. 800 : phénomènes dits de *cytomyxie*) et que les chondriosomes, l'appareil de Golgi et l'ergastoplasme ne sont pas des dérivés du noyau. Il est certain, au contraire, que, dans beaucoup de cas, les prétendues chromidies expulsées par le noyau sont des chondriosomes ou des plastes mal fixés et altérés ; dans d'autres cas, il ne s'agit même que de tractus cytoplasmiques surcolorés sur une plus ou moins grande étendue. La théorie chromidiale généralisée ne présente donc qu'un intérêt historique et les phénomènes d'émission de chromatine par le noyau peuvent être considérés comme tout à fait exceptionnels.

Des sécrétions de substances diverses par le noyau sont, au contraire, vraisemblables et les cas de ce genre ne paraissent pas être exceptionnels. Comme les chondriosomes et le cytoplasma, les noyaux seraient donc des éléments susceptibles d'élaborer des matières plus ou moins différentes de leur propre substance.

On ne reviendra pas ici sur le cas des nucléoles et des cristalloïdes intranucléaires. On n'indiquera que des sécrétions de substances moins généralement répandues, sécrétions signalées seulement, jusqu'à présent, chez des objets animaux : c'est ainsi, par exemple, que les rhabdites des Turbellariés (Marcel Prenant, 1919), les boules à ferments des cellules de l'intestin moyen des Araignées (Millot, 1926), les protéides élaborés dans les glandes filières des Lépidoptères (Maziarski, Noel et Paillot, 1928), les grains de sécrétion du canal déférent de l'Homme (de Winiwarter, 1925), seraient élaborés par les noyaux et rejetés ultérieurement hors de ceux-ci ; les rhabdites sont, d'ailleurs, d'après M. Prenant, des combinaisons calciques de nucléoprotéides et les grains de sécrétion du canal déférent seraient, selon Winiwarter, formés de matières du groupe des nucléines.

CHAPITRE V

LES CENTROSOMES ET L'APPAREIL CINÉTIQUE DES CELLULES

Les centrosomes ont été découverts, indépendamment et presque simultanément, *aux pôles du fuseau de caryocinèse*, dans les cellules animales, par Flemming, en 1875 (œufs des Najades), et par Van Beneden en 1876 (œuf des Dicyémidés). Pendant plusieurs années, les travaux de R. Hertwig, Bütschli, Fol, Mark, Ed. Van Beneden, eurent pour résultat de préciser les caractères que présentent ces éléments aux pôles du fuseau. Mais ce n'est qu'en 1884 que Bellonci et Henneguy, indépendemment l'un de l'autre, signalèrent la présence des centres dans le cytoplasme, *au voisinage des noyaux encore au repos* (embryons de Triton et d'Axolotl). Deux ans plus tard, H. L. Smith figurait pour la première fois, mais sans l'interpréter correctement, un centre *dans une cellule végétale*, chez une Diatomée, *Surirella splendens*.

En 1887, les travaux de Ed. Van Beneden et Neyt apportent d'essentielles précisions sur les caractères morphologiques des centres et sur leurs rapports avec le fuseau caryocinétique ; ces savants montrent surtout que chaque centre se divise par bipartition, au voisinage du noyau fils, après la mitose ; ils en concluent que les centres sont les *organes permanents de la cellule*. En 1887, par conséquent, les centres sont définitivement découverts ; il reste à les étudier. Dans une première période, de 1887 à 1897, les recherches de nombreux cytologistes (Flemming, Boveri, Vialleton, Kœlliker, Henneguy, M. Heidenhain), poursuivies sur des objets exclusivement animaux, complètent et, dans l'ensemble, confirment les découvertes de Van Beneden. Cependant, Flemming (1892), sans contester l'importance essentielle du centre dans la vie cellulaire, constate qu'il est parfois impossible de le mettre en évidence dans le cytoplasme des cellules au repos ; et d'autres auteurs: Balbiani, Bolles Lee, Brauer, par exemple, croient pouvoir admettre que, dans les cellules au repos, le centre se trouverait le plus souvent localisé à l'intérieur du noyau. Mais Henneguy s'élève (1896) contre cette conception qu'il estime très insuffisamment fondée ; il fait remarquer, de plus, que l'impossibilité de déceler le centre dans le cytoplasma d'une cellule au repos peut provenir — et provient, en

fait, dans certains cas — de la disconvenance du fixateur ou du colorant utilisés. C'est pendant cette même décade que Bütschli, au cours de recherches sur une Diatomée (*Surirella*), donne la première description correcte de centres chez des objets végétaux ; et c'est en 1892, que Strasburger, étudiant la caryocinèse chez un *Sphacelaria*, apporte les premières indications sur le comportement des centres dans une cellule végétale. Humphrey les observe à son tour, chez une autre Sphacélariale, *Halopteris scoparia*, en 1894 ; et, en 1895, Harper découvre la présence de centres dans l'asque de *Peziza Stevensoniana*. En 1897, Swingle décrit à nouveau les centres chez *Halopteris scoparia* ; Harper découvre le curieux rôle des centres dans la délimitation des ascospores chez *Erysiphe communis* et *Peziza Stevensoniana* ; enfin Strasburger observe la présence d'un centre fort net au fuseau caryocinétique des *Fucus*. Par contre, toujours en 1897, Belajeff signale que chez les Fougères et les Equisétinées, la plupart des caryocinèses paraissent avoir lieu sans le concours des centres, tandis que Zimmermann (1896), Osterhout (1897), Mottier (1897), Raciborski (1897) et autres déclarent n'avoir pas pu déceler de centres aux pôles du fuseau chez diverses Phanérogames.

En 1897, par conséquent, l'existence des centres est admise dans toutes les cellules animales et dans les cellules des Thallophytes, au moins pendant la caryocinèse ; en outre, les caractères de ces éléments ont été décrits avec précision.

C'est alors que s'ouvre une *deuxième période*. En 1897, Henneguy émet, pour la première fois, l'idée que les corpuscules colorables, dont la présence au point d'insertion des cils de nombreuses cellules animales (épithéliums ciliés) avaient été depuis longtemps reconnus, seraient des *centres modifiés*. Cette idée est reprise, en 1898, par Lenhossèk.

D'autre part, dès 1894, Belajeff, étudiant la spermatogenèse des *Chara*, avait observé, dans le cytoplasme de la spermatide, un corpuscule très colorable, s'allongeant en filament à mesure que s'effectue la métamorphose en spermatozoïde, et portant les deux flagelles à une de ses extrémités : il considérait ce corpuscule comme représentant peut être le centre de la spermatide. En 1897, Belajeff signalait des faits du même ordre chez les Prêles et les Fougères ; chez ces plantes, un corpuscule très avide de colorants, très semblable à un centre, existe, dans le cytoplasme de la spermatide, au voisinage du noyau ; au cours de la métamorphose de la spermatide en spermatozoïde, ce grain s'allonge en un mince filament sur lequel les flagelles se forment et restent attachés. Pendant cette même période, Hirase (1894) et Ikeno (1897), découvraient, au Japon, la présence, dans la cellule « basale » du grain de pollen germant de *Ginkgo biloba* et de *Cycas revoluta*, de deux grains situés au voisinage de deux pôles opposés du noyau ; ces grains sont entourés de radiations astériennes et les auteurs japonais n'hésitèrent pas à les considérer comme des centres ; or ces grains donnent ultérieurement naissance, dans chacun des deux spermatozoïdes, à un long filament spiralé sur lequel sont insérés les nombreux cils locomoteurs. Presque simultanément, Webber observait,

aux Etats-Unis, les mêmes phénomènes, au cours de la germination des grains de pollen et de la formation des spermatozoïdes chez *Zamia floridana* ; mais il ne s'estimait pas autorisé à assimiler à des centres les corpuscules entourés de radiations et, pour les désigner de manière à rappeler leur rôle dans la genèse des cils, il créait le nom, qui a fait fortune, de *blépharoplaste*. Les deux interprétations vont désormais se heurter : à la théorie de BELAJEFF-IKENO, d'après laquelle centres et blépharoplastes sont homologues, théorie que défendront aussi GUIGNARD (1898) et CHAMBERLAIN (1898), s'opposera celle de WEBBER, bientôt adoptée et précisée par STRASBURGER (1900), puis par d'autres auteurs.

Ces découvertes des botanistes ne tardèrent pas à être étendues à la cellule animale. En 1897, MEVES, étudiant la spermatogenèse d'un Papillon (*Pygaera*), démontrait, d'une manière particulièrement frappante, que le flagelle (*filament axial*) de la queue du spermatozoïde est formé par les centres du fuseau caryocinétique de la dernière mitose et reste inséré au niveau de ces derniers. HENNEGUY retrouvait, l'année suivante, des faits analogues chez *Bombyx*. Et, très rapidement, les exemples de cet ordre se multipliaient ; les cytologistes, étudiant des objets animaux ou végétaux, reconnaissaient le rôle apparemment joué par les centres ayant fonctionné aux pôles du fuseau, lors de la dernière cinèse spermatogenétique, dans la formation du ou des flagelles, et les modifications morphologiques qu'ils subissent à ce moment.

Enfin, les problèmes relatifs aux centres, devenant de plus en plus généraux, étaient envisagés par les protistologues. En 1899, P. A. DANGEARD signalait la présence, chez les Chlamydomonadines, à l'endroit d'insertion des flagelles, d'un nodule chromatique, et comparait cet élément aux corpuscules colorables observés par BELAJEFF, IKENO et WEBBER au point d'attache des flagelles, dans les spermatozoïdes des Charophytes, des Ptéridophytes et des Cycadales ; adoptant la terminologie de WEBBER, il lui réservait le nom de blépharoplaste. En 1900, il retrouvait un élément analogue à la racine des flagelles, chez *Polytoma uvella*, et montrait que ce corpuscule est relié au noyau par un tractus colorable qu'il appelle *rhizoplaste*.

Enfin, la même année, l'étude des Trypanosomes, par WASILIEWSKI et SENN, révèle l'insertion du flagelle sur un corpuscule colorable que LAVERAN et MESNIL, toujours en 1900, interprètent comme étant un centre. De tels dispositifs seront ensuite observés chez un nombre toujours croissant de Flagellés.

Ce résumé historique inspirera le plan de ce Chapitre.

Les centres seront d'abord décrits aux pôles du fuseau, dans le rôle « directeur » de la cinèse, qui leur a été reconnu tout d'abord ; ensuite, on étudiera les centres et leurs dépendances dans les cellules flagellées (spermatozoïdes, zoospores, Protistes). Mais, avant de commencer cette étude, il convient encore de définir, en quelques mots, certains termes relatifs à la morphologie des corpuscules auxquels nous avons, jusqu'à présent, réservé la désignation, imprécise et générale, de centres.

Ces éléments ont d'abord reçu de VAN BENEDEN, lorsqu'il les a découverts,

le nom de *sphères attractives* ; puis, en 1887, Boveri a montré que, dans la sphère attractive, il fallait distinguer une partie périphérique, formée de cytoplasma « spécialisé » (*archoplasma*), et un noyau central, le *centrosome* ; plus tard, en 1895, Boveri précise encore ses observations et distingue de nouveau deux parties dans le centrosome : une partie périphérique, le *centroplasma*, et un granule central, très colorable, le *centriole*. Les recherches poursuivies depuis lors ont montré que ce centriole est l'élément essentiel et constant ; dans les cellules végétales, notamment, le centre est toujours un grain colorable homogène, répondant à la définition du centriole ; le complexe centrosomien n'existe guère, semble-t-il, chez les plantes. On devrait donc s'en tenir, pour désigner les centres des Végétaux, suivant la nomenclature de Boveri, au terme de centriole ; toutefois, l'usage s'est peu à peu établi de désigner, sous le nom de centrosomes, les corpuscules occupant les pôles du fuseau, quelle que soit leur structure ; de plus, Chatton codifiant (1924, 1930) la nomenclature relative aux centres et à leurs dérivés, a proposé de réserver le suffixe « *some* » à tout vocable désignant un corps capable de division autonome ; or, les « centrioles » des Végétaux présentent cette propriété ; ce sont donc, dans la nomenclature de Chatton, des *centrosomes*, terme qui sera, désormais, conservé pour les désigner.

CENTROSOMES ET CARYOCINESE

Après avoir indiqué chez quels Végétaux la mitose comporte une intervention des centrosomes, on décrira les divers aspects qui caractérisent les rapports entre ces éléments et les figures cinétiques, et l'on discutera la signification de ces faits.

Chez tous les Animaux, les pôles du fuseau de caryocinèse sont occupés par des centrosomes ; il n'en est pas de même dans le Règne végétal ; les centrosomes n'y ont été observés, aux pôles du fuseau de chaque mitose, que dans certains groupes : chez certaines Volvocales, chez les Diatomées, toutes les Algues brunes (Fucales, Dictyotales, Cutlériales), tous les Ascomycètes supérieurs, leur présence est certaine (Cf. p. 221) ; ils existent aussi chez les Basidiomycètes (Maire, 1902 ; Mme F. Moreau, 1914 ; Levine, 1913, etc...), les Myxomycètes (Jahn, 1904), les Saprolégniacées (Claussen, 1908) et sans doute chez les Péronosporacées ; leur présence chez les Mucorinées est vraisemblable, sans être, semble-t-il, démontrée ; enfin, sans doute (malgré certaines images décrites par Yamanouchi et d'autres auteurs, images dont la fidélité est incertaine) sont-ils absents au moins chez certaines Rhodophycées (Svedelius, 1911). Chez les Bryophytes et les Ptéridophytes, toutes les mitoses se déroulent en l'absence de centrosomes, sauf *la dernière mitose* spermatogenétique, c'est-à-dire la mitose de laquelle naissent les cellules destinées à se transformer en spermatozoïdes ; ce fait, très important, paraît démontré, au moins chez les Pté-

ridophytes, par les travaux concordants de YAMANOUCHI et de SHARP (Cf. p. 270). Chez les Conjuguées (Zygnémacées et Desmidiacées) et chez les Phanérogames, il est établi qu'aucune mitose n'a lieu avec le concours de centrosomes. Les centrosomes complexes et capables de division décrits par GUIGNARD, en 1891, chez *Lilium Martagon*, n'ont, ainsi que FARMER l'indiquait déjà, dès 1895, *aucune réalité* ; les travaux de ZIMMERMANN, RACIBORSKI, et autres, cités plus haut, puis de STRASBURGER, dans un Mémoire fondamental (1900), l'ont définitivement établi. Il est difficile de préciser l'origine de l'erreur commise par cet éminent botaniste, puis par tous ceux qui, après lui, décrivirent des centres chez des Végétaux supérieurs (DE WILDEMAN, 1891 ; MOTTIER, 1892 ; SCHAFFNER, 1894, 1896, 1897 ; CALKINS, 1897 ; CHAMBERLAIN, 1897 ; etc...) ; toutefois, d'une manière générale, il est évident qu'une grande prudence est de rigueur lorsqu'il s'agit de conclure à la présence de centrosomes aux pôles d'une mitose : des granulations très variées (chondriosomes plus ou moins altérés ; précipités vacuolaires) existent à peu près constamment dans tout cytoplasme ; certaines de ces granulations peuvent se trouver, groupées ou isolées, au voisinage des pôles du fuseau ; un observateur insuffisamment averti les décrira comme centrosomes.

RAPPORTS MORPHOLOGIQUES DES CENTROSOMES AVEC LES FIGURES DE CARYOCINÈSE

On peut tirer des travaux de CHATTON le plan général d'un exposé relatif aux rapports morphologiques des centrosomes avec la caryocinèse. Les recherches de ce savant sur le noyau des Amœbiens ont grandement contribué à éclaircir le comportement des centrosomes dans les mitoses des êtres inférieurs et à faire justice de la théorie de HARTMANN-PROWAZEK, d'après laquelle le centrosome aurait la valeur d'un second noyau (*kinetonucleus*) s'ajoutant au noyau principal (*trophonucleus*) ; les résultats ainsi obtenus ont permis à leur auteur de comparer utilement, du point des centrosomes, la mitose des Protistes à celle des Métazoaires et des Végétaux supérieurs.

CHATTON a distingué (1910), d'après le comportement du centrosome, trois types de mitose : la *promitose*, la *mésomitose*, la *métamitose*. On envisagera successivement chacun de ces types (1).

La promitose

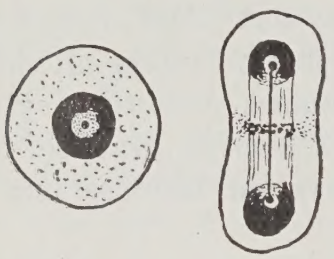
La promitose (NÄGLER, 1909) est caractérisée par ce fait que le centrosome est *constamment, pendant l'état de repos et pendant la mitose*, loca-

1. Nous séparons nettement les notions de promitose, mésomitose, métamitose, de celles d'haplomitose et de mitose vraie. Les trois premières sont essentiellement basées *sur le comportement des centrosomes* ; les deux dernières, d'un ordre tout différent, sont (cf. p. 191), exclusivement basées *sur le mode de répartition de la chromatine entre les noyaux-fils.*

lisé, enrobé dans une masse de substance plus ou moins colorable, le *caryosome*, dont il occupe généralement le centre (fig. 142, *a*).

A l'état de repos, ces noyaux (*protocaryons*) présentent, dans un nucléoplasme retenant assez faiblement les colorants, une masse globuleuse dans laquelle on peut mettre en évidence un granule très petit.

Quand un tel noyau entre en division, il s'allonge ; la masse centrale s'allonge en même temps et le granule qui se trouve dans celle-ci, participant à l'allongement général, devient un bâtonnet. Puis cet ensemble subit une coupure dans la région située à égale distance des deux extrémités ; sans revenir sur les phénomènes dont la masse axiale, souvent étirée en haltère, est alors de siège, il suffit d'indiquer que le bâtonnet provenant de l'allongement du granule central présente à ce moment, à chacune de ses extrémités, un renflement comparable (fig. 142, *b*) à une tête d'épingle. Quand la mase axiale sera coupée par son milieu, le bâtonnet, dont les extrémités renflées restent plongées dans les moitiés ainsi séparées, constituera, pendant quelque temps, un lien entre celles-ci ; puis, à son tour, il se rompra et chaque moitié reviendra sur l'extrémité renflée correspondante. Ainsi, deux nouveaux noyaux seront constitués, renfermant chacun, comme le noyau-père, une masse globuleuse centrée par un très petit granule. Ce granule, c'est le centrosome ; et l'on donne le nom de *centrodesmose* au bâtonnet très effilé qui, pendant la mitose, réunit les deux renflements que l'on vient de décrire, c'est-à-dire les deux moitiés du centrosome primitif. Chez ces êtres inférieurs, le centrosome se présente donc sous forme d'un grain très petit, uniformément et intensément colorable, se multipliant par division et localisé *au centre du noyau*.



a *b*

FIG. 142. — Diagramme représentant la promitose. — *a*, protocaryon au repos ; on distingue le centrosome au centre du caryosome. — *b*, protocaryon en division : les centrosomes-fils, unis par la centrodermose, sont au centre des caryosomes-fils (d'après CHATTON, 1910).

Ce type de comportement du centrosome, c'est-à-dire cette promitose, a été observé ou supposé surtout chez des Protozoaires (Amibes du groupe *limax* : *Amœba Vahlkampfi*, *A. limax*, *A. lacertæ*, *A. mucicola*, etc... : NÄGLER, 1909, CHATTON, 1910 ; Entamibes : *Entamœba ranarum*, CHATTON, 1910 ; Coccidies : *Adelea ovata*, JOLLOS, 1909 ; etc...). CHATTON admet (1910) que l'haplomitose des Eugléniens (Cf. p. 196) est une promitose ; mais, dans l'acception que nous donnons au terme promitose, ce ne peut être là qu'une hypothèse : nous ne croyons pas, en effet, que l'existence d'un centrosome ait été directement constatée au centre du caryosome de Eugléniens ; cette hypothèse est cependant possible en raison des quelques ressemblances générales existant entre la mitose des Euglènes et celle des Amibes *limax*.

La mésomitose

La mésomitose est caractérisée par ce fait que le centrosome, encore localisé dans le noyau est, au moins pendant la mitose, *dégagé de toute autre substance colorable* (fig. 143).

Dans un premier type de mésomitose, les noyaux à l'état de repos possèdent, comme les protocaryons, un caryosome peu colorable, centré par le centrosome, grain retenant intensément et uniformément les colorants. Au moment de la division, toute la gangue de substance colorable entourant le centrosome disparaît et se résoud en un ensemble de chromosomes. En même temps, le centrosome s'allonge, d'un pôle du noyau (ce dernier est devenu ovoïde) à l'autre, sous forme d'un bâtonnet très fin aux extrémités renflées et uniformément colorables. Puis, entre ces deux extrémités, la substance achromatique du noyau s'oriente sous forme de lignes : c'est le *fuseau*, à l'équateur duquel se disposent les granulations de chromatine (chromosomes). Ces granulations se divisent, leurs moitiés montent vers les pôles, c'est-à-dire vers les renflements centrosomiens, et deux noyaux-fils se constituent ; dans chacun d'eux, les chromosomes s'y fondent en une masse homogène qui va recouvrir le centrosome. A ce moment, la tige filiforme qui réunissait l'un à l'autre les renflements centrosomiens (centrodesmose) disparaît. Dans ce type de mésomitose, par conséquent, on retrouve certains caractères de la promitose: localisation du centrosome dans le caryosome pendant l'état de repos ; localisation des centrosomes, réunis par une centrodesmose, dans le noyau, pendant la division. Mais, en revanche, le caryosome se désagrège complètement, et le centrosome évolue librement dans la cavité nucléaire.

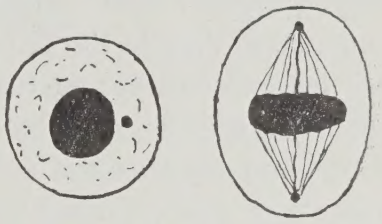


Fig. 143. — Diagramme représentant une mésomitose. — *a*, noyau au repos, avec centrosome au voisinage, mais en dehors, du nucléole. — *b*, noyau en division : le fuseau est traversé par la centrodesmose unissant les centrosomes situés aux pôles (d'après Chatton, 1910).

De telles mésomitoses ont été observées chez de nombreux Protistes ; Bott en a donné (1907) une description particuliérement typique et nette chez *Pelomyxa palustris* : ici, le centrosome est souvent, même à l'état de repos, dégagé de la gangue caryosomienne, à côté de laquelle on l'observe sous forme d'un grain minuscule et très colorable ; la centrodesmose est, en outre, rompue très précocement (à la métaphase). Dans le Règne végétal, cette mésomitose a été décrite par Hartmann (1904) chez *Volvox*, par Chatton (1912) chez une autre Volvocale, *Pleodorina californica*, puis, plus récemment (1918) et d'une manière détaillée, par Géza Entz chez *Polytoma uvella* (Cf. fig. 151, *b*, *c*).

Un deuxième exemple de mésomitose est donné par les Ascomycètes supérieurs, où il a fait l'objet de nombreuses recherches.

Dans l'asque des Ascomycètes supérieurs, étudiée par de nombreux

auteurs (HARPER, GUILLIERMOND, MAIRE, etc...) les noyaux sont assez volumineux, surtout dans certaines espèces, pour être l'objet d'une étude précise. Ni dans les noyaux au repos, pourvus d'un réseau de chromatine et d'un nucléole paraissant homologue de celui des Végétaux supérieurs (le caryosome n'existe plus chez ces Champignons), ni dans le cytoplasme, il n'est possible d'apercevoir des centres. Mais, lors de la mitose, vers la fin de la prophase, on distingue un centrosome, sous forme d'un corpuscule extrêmement ténu, paraissant situé *dans la cavité du noyau* (1). Autour de ce centrosome, la substance achromatique (caryolymphe) du noyau s'ordonne parfois en lignes divergentes constituant un cône qui s'estompe vers le centre du noyau ; puis ce centrosome se divise ; aux deux centrosomes-fils correspondent alors deux systèmes de lignes rayonnant côte-à-côte dans la caryolymphe ; ceux-ci se déplaceront de manière à se trouver dans le prolongement l'un de l'autre et les lignes dont ils sont composés se rejoindront par les extrémités : le fuseau est constitué. Dans d'autres cas. le fuseau paraît se former d'emblée dans la cavité nucléaire et possède, dès le début, un centrosome à chaque pôle (fig. 144, *4* et *5*) ; puis il s'allonge jusqu'à ce que ses pôles touchent deux points opposés de la membrane nucléaire (fig. 144, *6*, *7*, *8*, *9*). Dans tous les cas, peu après la constitution du fuseau, des lignes semblables à celles qui traversent la caryolymphe, apparaissent de l'autre côté de la membrane nucléaire, dans le cytoplasme rayonnant autour du point où se trouve le centrosome (fig. 144, *10*, *12*) ; l'aigrette cytoplasmique constituée par ces lignes a reçu le nom d'*aster*. De la métaphase à la télophase, le noyau reste ainsi traversé par un fuseau dont les deux extrémités, aiguës, sont occupées par un centrosome, grain ou petit bâtonnet très court, uniformément et intensément colorable, et surmontées par un bouquet de lignes plus ou moins nombreuses, rayonnant, dans le cytoplasme, jusqu'à une plus ou moins grande distance, l'aster (fig. 144, *12* à *17*).

A la télophase, les chromosomes se groupent, à chaque pôle, contre le centrosome et masquent ce dernier (fig. 144, *18*) qui disparaît ainsi sans que l'on puisse préciser sa destinée. L'aster disparaît ensuite (2) ; le fuseau persiste jusqu'à la constitution des noyaux-fils (fig. 144, *21*).

La mésomitose des Ascomycètes présente ainsi, semble-t-il, de notables analogies avec celle des *Pelomyxa* ; les centrosomes paraissent, dans les deux cas, d'origine intranucléaire ; à chaque mitose, un fuseau se forme entre deux centrosomes-fils. Mais, chez les Ascomycètes, il n'existe pas de centrodesmose, et les centrosomes apparaissent seulement au moment de la mitose.

On a signalé des mésomitoses présentant plus ou moins les mêmes carac-

1. FAULL soutient, à la suite de recherches sur des Laboulbéniales et diverses Pézizinées, que les centrosomes naissent dans le cytoplasma; mais cette assertion ne paraît pas près solidement établie. Dans l'hypothèse de l'origine cytoplasmique des centrosomes, on ne comprend pas, en effet, pourquoi les lignes apparaissent dans la caryolymphe avant d'apparaître dans le cytoplasme (asters) ainsi qu'il paraît résulter des observations de GUILLIERMOND.

2. Sauf après la dernière mitose de l'asque (Cf. p. 683).

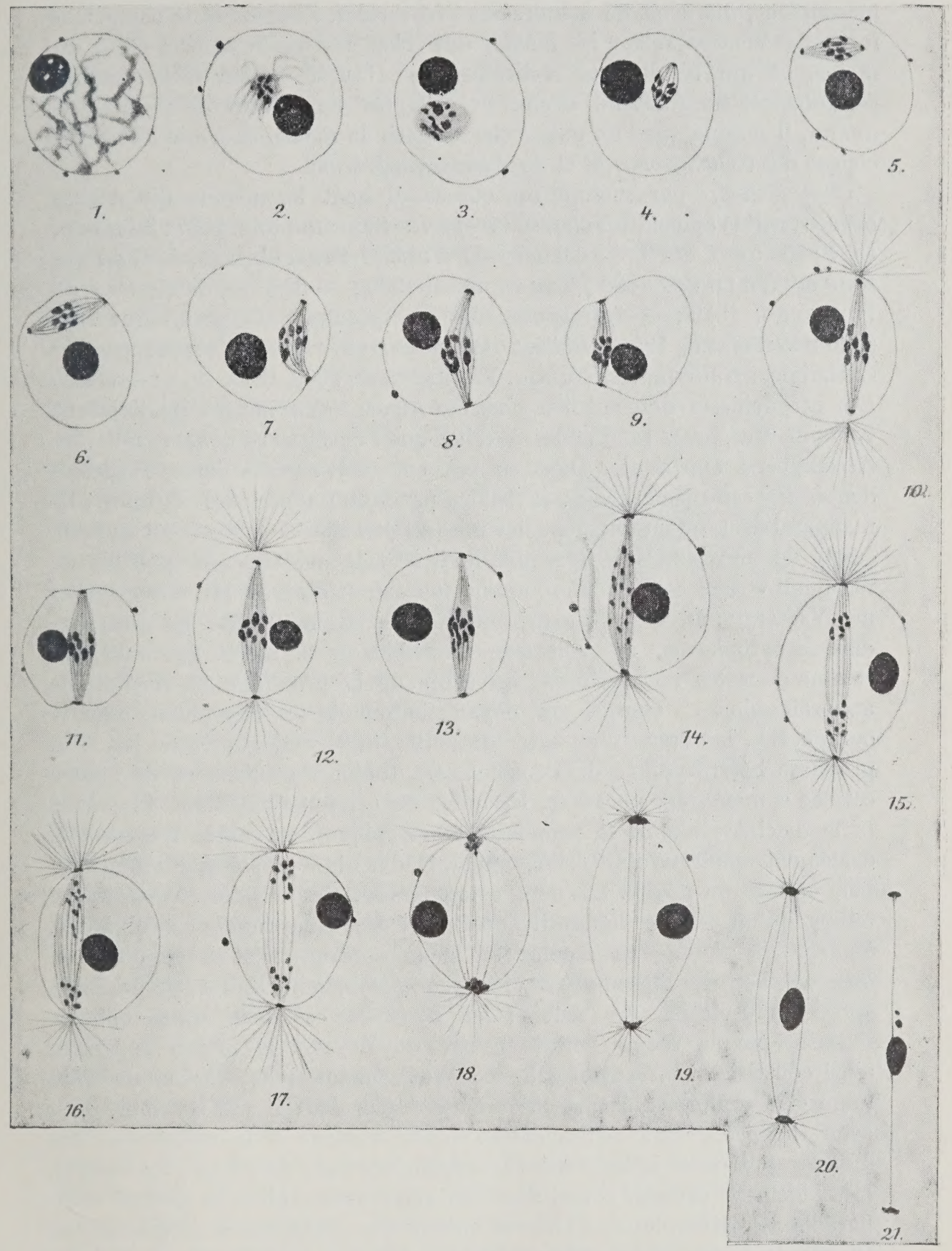


FIG. 144. — Stades successifs de la caryocinèse (mésomitose) dans l'asque de *Pustularia vesiculosa* (d'après GUILLIERMOND, 1905).

tères que chez les Ascomycètes dans des objets bien différents : il semble, notamment, que chez de nombreuses Volvocales, l'origine et le comportement des centres soient les mêmes que chez les Ascomycètes ; c'est, du moins, ce qui résulte des recherches de HARTMANN sur *Chlorogonium elongatum* et sur *Eudorina elegans* ; et, d'après les travaux de P.-A. DANGEARD, il semble que l'on puisse classer dans la même catégorie les caryocinèses des *Chlamydomonas* et de *Pandorina Morum*.

C'est *peut-être* par mésomitose que se divisent les noyaux des Algues brunes (cellule apicale d'*Halopteris scoparia* : STRASBURGER, 1897 ; SWINGLE, 1897 ; ESCOYEZ, 1909 ; — oogones de *Fucus* : STRASBURGER, 1897 ; FARMER et WILLIAMS, 1898 ; YAMANOUCHI, 1909 ; — oogones de *Cystoseira* : NIENBURG, 1910 ; — tétraspores des Dictyotales : *Dictyota*, MOTTIER, 1900 ; WILLIAMS, 1904 ; *Padina*, GEORGÉVITCH, 1918 ; — sporanges des Cutlériales : *Cutleria*, *Zanardinia*, YAMANOUCHI, 1909, 1912, 1913 ; — etc...) Les caryocinèses donnent lieu, chez ces Algues, à des images relativement volumineuses, assez semblables à celles que l'on observe dans l'asque des Ascomycètes supérieurs. Dans ce cas, en effet, comme dans les précédents, les centrosomes sont invisibles pendant les périodes de repos ; ils n'apparaissent qu'au moment des mitoses et celles-ci s'effectuent dans la cavité des noyaux. Mais il semble qu'il ne soit pas toujours possible de reconnaître aux centres une origine nucléaire ; d'après les observations de YAMANOUCHI sur les *Fucus*, par exemple, ils naîtraient, au contraire, dans le cytoplasme, au voisinage immédiat de la membrane nucléaire comme dans les métamitoses : au cours de la prophase, un centrosome apparaît ainsi au contact du noyau ; autour de lui, rayonnent, dans le cytoplasme, les lignes d'un aster de petite taille ; et, auprès de lui, à la prophase hétérotypique de l'oogone, sont toujours condensées, de l'autre côté de la membrane nucléaire, les anses du peloton synizésique. Plus tard (à la diacinèse, lors de la prophase hétérotypique), un autre centrosome, également pourvu d'un aster, apparaît dans le cytoplasma, auprès du pôle opposé du noyau. Les deux asters grandissent rapidement, en même temps qu'un cône de lignes divergentes se constitue, dans la caryolymphe, à partir de chaque centrosome ; ici donc, contrairement à ce que l'on observe chez les Ascomycètes, les aigrettes intranucléaires apparaissent *après* la formation des asters ; les bases de ces deux cônes opposés finissent par se réunir vers le centre du noyau : le fuseau se trouve ainsi constitué. Le centrosome occupant chaque pôle est alors un grain minuscule uniformément et intensément colorable ; il est surmonté d'un aster hémisphérique extrêmement fourni, surtout à la métaphase des mitoses post-méiotiques : dans la région centrale de l'aster, les rayons, mutuellement pressés, constituent un amas dense plus ou moins comparable au « Kinoplasma » observé autour des centrosomes complexes, au fuseau de certaines caryocinèses animales.

Chez la plupart des autres Phéophycées signalées plus haut, la mésomitose se présente, d'après le petit nombre de documents réunis, avec les mêmes caractères que chez les *Fucus* ; le fuseau de caryocinèse d'*Ha-*

lopteris scoparia, celui de *Dictyota dichotoma* présentent des centrosomes et des asters analogues à ceux des *Fucus*. Mais l'origine intranucléaire de ces centrosomes est affirmée dans certains cas (*Dictyota*, WILLIAMS ; *Cutleria*, *Zanardinia*, YAMANOUCHI ; *Cystoseira*, NIENBURG, etc...) ; ces contradictions soulignent la difficulté des observations et interprétations de cet ordre.

La métamitose

La métamitose est caractérisée par ce fait que le centrosome est non seulement dégagé de toute substance colorable nucléaire, *mais encore du noyau lui-même*. Dans la métamitose, en effet, le centrosome *apparaît toujours dans le cytoplasma*, au voisinage du noyau (fig. 145).

La métamitose est le type de mitose généralement répandu chez les Métazoaires. Chez les Végétaux supérieurs, on sait que les centrosomes, n'existent pas, au moins dans tout l'ensemble des Phanérogames. C'est donc seulement chez les Bryophytes et les Ptéridophytes que l'on peut observer, dans le Règne végétal, des caryocinèses répondant, sans conteste, aux caractères de la métamitose.

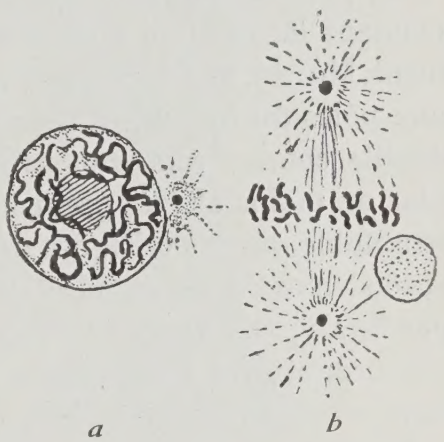


FIG. 145. — Diagramme d'une métamitose. — *a*, noyau au repos, avec centrosome extérieur. — *b*, noyau en division (d'après CHATTON, 1910).

Chez les Bryophytes et les Ptéridophytes, les caryocinèses ont lieu sans le concours de centrosomes dans toute l'étendue du sporophyte et du gamétophyte, y compris les organes femelles (archégones) ; mais, dans les organes mâles (anthéridies), il paraît probable que toutes les mitoses spermatogènes ne se déroulent pas en l'absence de centrosomes ; IKENO a observé (1903), en effet, que, lors de toutes les mitoses spermatogenétiques, chez *Marchantia*, un centrosome apparaît à la prophase, dans le noyau (comme chez les Ascomycètes), émigre dans le cytoplasme et s'y subdivise en deux centrosomes-fils qui vont chacun occuper un des pôles du fuseau; BELAJEFF avait auparavant signalé des faits comparables chez *Marsilia* (1899). Mais ces descriptions n'ont pas été confirmées et presque tous les cytologistes ayant étudié les mitoses spermatogenétiques chez les Bryophytes (*Fegatella*, BOLLETER, 1905 ; *Pellia*, *Fegatella*, MIYAKE, 1905 ; *Marchantia*, *Fegatella*, ESCOYEZ, 1907 ; *Blasia*, SHARP, 1920 ; *Polytrichum*, ALLEN, 1912 ; ARENS, 1907 ; WALKER, 1913) ou les Ptéridophytes (*Marsilia*, *Onoclea*, SHAW, 1898, *Marsilia*, *Equisetum*, SHARP 1912, 1914; *Gymnogramme*, BELAJEFF, 1898 ; *Nephrodium*, YAMANOUCHI, 1908) n'ont vu, aux pôles du fuseau, de corpuscules pouvant être interprétés comme centrosomes que *lors de la dernière mitose*, celle qui donne naissance aux spermatides (Cf. fig. 149) ; chez *Marsilia*, cependant, d'après les observations de SHARP (1914), rectifiant, sur des détails, celles, antérieures, de SHAW et de BELA-

JEFF, des centrosomes existeraient déjà aux pôles du fuseau, pendant les mitoses antépénultièmes ; mais ils n'apparaîtraient qu'à l'anaphase et n'auraient donc alors qu'une existence transitoire ; d'autres centrosomes, néoformés aux pôles des mitoses pénultièmes subsisteraient, par contre, dans le cytoplasme, pendant la période de repos, et s'y diviseraient ; chacun des centrosomes-fils ainsi formés occuperait ensuite un des pôles de la dernière mitose. Dans les cas les mieux étudiés, le centrosome devient visible dans le cytoplasma, sous forme d'un granule uniformément, et intensément colorable (fig. 149, *a*) ; puis ce grain qui, chez les Ptéridophytes tout au moins (*Equisetum*, *Marsilia*), est entouré d'un aster parfaitement développé, se subdivise (fig. 149, *b*) ; les centrosomes-fils, chacun aussitôt environné d'un aster propre, s'écartent l'un de l'autre (fig. 149, *c*) et vont se placer aux pôles du fuseau (fig. 149, *d*).

La présence de centrosomes chez les Bryophytes, même exclusivement pendant la dernière mitose spermatogenétique n'est pas admise unanimement. MOTTE, par exemple, soutient (1928) n'avoir jamais vu de centrosomes aux pôles du fuseau, ni chez les Mousses, ni chez les Hépatiques ; les corps décrits comme centrosomes seraient, selon cet auteur, des chondriosomes plus ou moins altérés groupés au voisinage des pôles du fuseau. Il est vraisemblable que les critiques de MOTTE ne sont pas justifiées ; on hésitera tout spécialement à les étendre aux Ptéridophytes, car les descriptions données par SHAW, BELAJEFF, YAMANOUCHI et SHARP sont, en fait, essentiellement concordantes, et n'ont jamais été infirmées ; de plus, et surtout, il est admis, sans contestation possible, que des corps homologues des centrosomes existent, au moment de la mitose spermatogenétique, à laquelle, d'ailleurs, il ne semble pas qu'ils prennent part, chez les Cycadales, Végétaux généralement considérés comme relativement proches des Ptéridophytes. Mais, si la présence de centrosomes aux pôles du fuseau de la dernière mitose spermatogène, chez les Bryophytes et les Ptéridophytes, peut être considérée comme extrêmement probable, leur absence constante et générale chez les Phanérogames est certaine.

Ce paragraphe relatif au rôle des centrosomes dans la caryocinèse devrait donc être achevé ici s'il ne convenait pas d'indiquer brièvement les caractères très spéciaux que présentent les centrosomes dans la mitose des Diatomées.

C'est chez les Diatomées, on le sait, que le centrosome a été signalé pour a première fois dans une cellule végétale ; H. L. SMITH l'a vu, au voisinage du noyau au repos, sous forme d'un petit grain ; puis BÜTSCHLI l'a décrit en 1891 ; mais c'est aux recherches de LAUTERBORN (1893 et 1896) que l'on doit l'essentiel des connaissances actuelles sur le comportement des centrosomes et la mitose chez les Diatomées.

LAUTERBORN a étudié des Diatomées pennées (*Surirella*, *Nitzchia*, *Pleurosigma*, *Pinnularia*, etc...) ; il a reconnu que le noyau présente, à l'état de repos, dans la cellule de ces Algues, un contour réniforme ; dans le cytoplasme occupant la concavité du noyau, on peut déceler la présence d'un globule fixant les colorants : le centrosome ; cette concavité est donc manifestement corrélative de la présence du centrosome dans la région cyto-

plasmique correspondante ; d'ailleurs, les rapports entre le noyau et le centrosome sont, à ce moment, très étroits, bien que ce dernier soit localisé dans le cytoplasme : LAUTERBORN dit, en effet, avoir réussi à chasser le noyau d'une Diatomée de la cellule qu'il occupait ; le noyau ainsi isolé était presque dégagé du cytoplasma, mais le centrosome avait été entraîné avec lui et gardait, auprès de lui, sa situation primitive.

A la prophase, LAUTERBORN indique que le centrosome s'éloigne du noyau ; un aster se forme autour de lui, et il ne tarde pas à donner naissance, par une sorte de division, à une vésicule remarquable par son manque

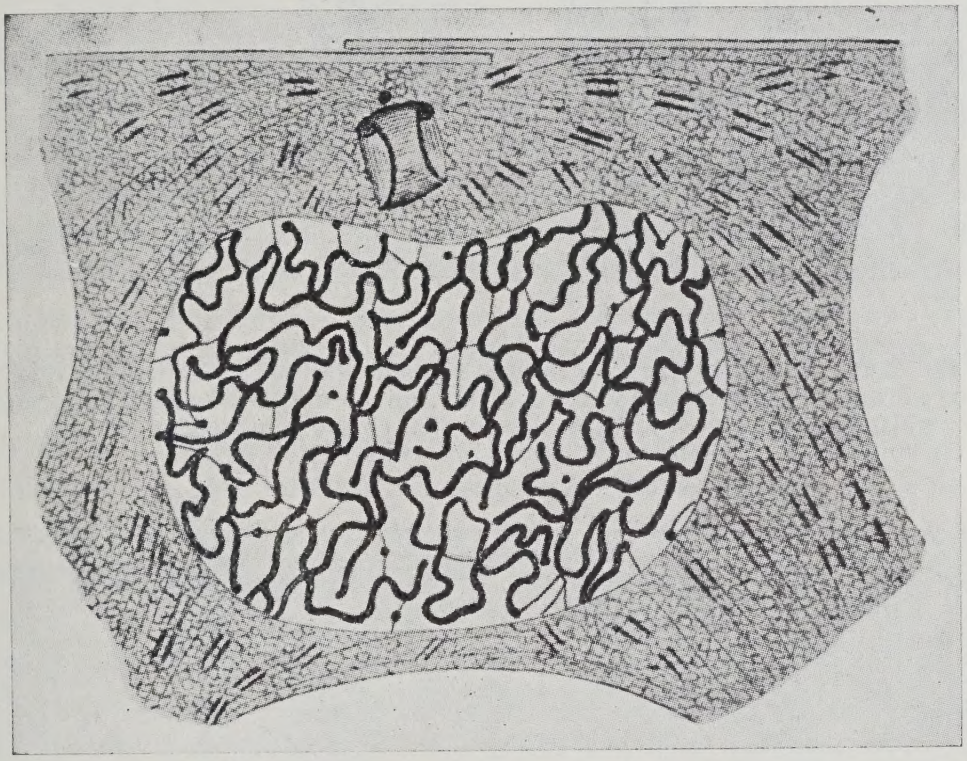


FIG. 146. — Prophase chez *Surirella calcarata*. — On voit dans le cytoplasme, entre la carapace (sectionnée transversalement au niveau de la zone de recouvrement des valves) et la concavité du noyau, le cylindre centrosomien en voie de développement et bourgeonnant déjà, sur chacun de ses bords, les centrosomes-fils (ceux-ci présentent, à ce stade, l'aspect de petits grains fortement colorés) ; à côté et en dehors de l'anneau centrosomien, on distingue l'élément dont il dérive, c'est-à-dire le centrosome primitif réduit à l'état d'un granule très coloré. A partir de ce complexe centrosomien, deux systèmes de lignes courbes rayonnent dans le cytoplasme (d'après LAUTERBORN, 1896).

d'affinités pour les colorants ; celle-ci s'écarte du centrosome et s'approche du noyau ; elle grandit, tout en restant très peu colorable, et prend peu à peu la forme d'un anneau (fig. 146), puis d'un *cylindre* ; ce cylindre, autour des deux extrémités duquel rayonnent, dans le cytoplasme, des lignes astériennes, s'allonge et *pénètre dans le noyau* en prophase ; les chromosomes se réunissent autour de la partie médiane de cette singulière formation, de manière à l'entourer comme d'un manchon ; puis les deux groupes de chromosomes-fils se séparent et constituent, autour du « fuseau central » (LAUTERBORN nomme « Zentralspindel » ce cylindre centrosomien), deux manchons qui, cheminant dans deux directions con-

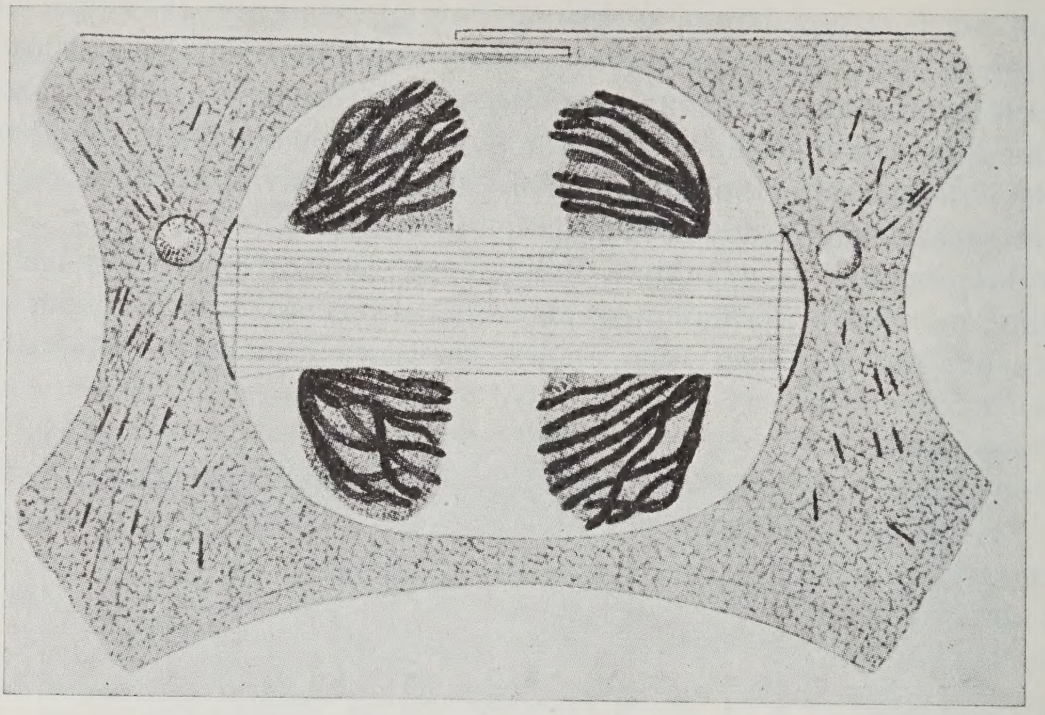


FIG. 147. — Anaphase chez *Surirella calcarata*. — La cavité du noyau est traversée par le « Zentralspindel », le long duquel s'éloignent l'un de l'autre les deux manchons chromosomiens ; dans le cytoplasme, au voisinage de chaque extrémité du « Zentralspindel »,on aperçoit un globule peu coloré représentant un centrosome-fils en voie de développement (d'après LAUTERBORN, 1896).

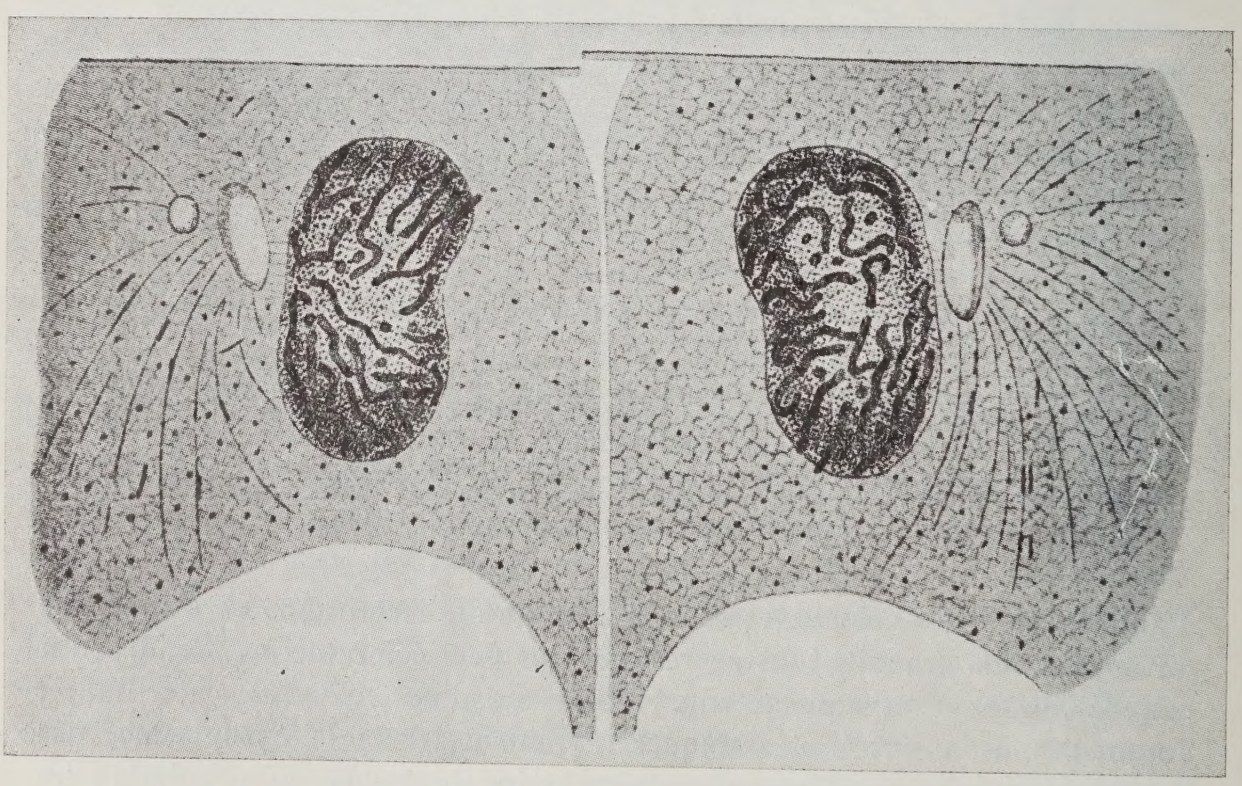


FIG. 148. — Noyaux-fils de *Surirella calcarata* aussitôt après la mitose. A côté de chaque noyau, on aperçoit, dans le cytoplasme, deux corps de dimensions inégales ; le plus volumineux, autour duquel rayonnent des lignes, représente une extrémité, en voie de disparition, du cylindre fusorial ; le globule plus petit est le centrosome-fils (d'après LAUTERBORN, 1896).

traires (fig. 147), vont gagner ses extrémités. Pendant ce temps, le centrosome primitif a disparu et le « fuseau central » a bourgeonné (fig. 146), à chacune de ses extrémités, un globule aussitôt expulsé dans le cytoplasma. Chacun de ses globules constituera le centrosome de la cellule-fille (fig. 147 et 148). Ces observations de LAUTERBORN ont été confirmées, dans l'ensemble, par KARSTEN (1900), puis par VAN WISSELINGH (1913).

Il reste maintenant à dégager, de tous les faits que l'on vient d'exposer, les caractères généraux des centrosomes dans leurs rapports avec la caryocinèse.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES CENTROSOMES DANS LEURS RAPPORTS AVEC LA CARYOCINÈSE

On distinguera successivement leurs caractères morphologiques, leur origine, leurs rapports avec le cytoplasme et la caryolymphe, enfin leur rôle.

Caractères morphologiques. — Sauf dans le cas des Diatomées, ces caractères sont très constants : le centrosome est toujours, chez les Végétaux, un corpuscule très petit, affectant la forme d'un grain ou d'un disque uniformément colorable.

Origine. — Des travaux relatifs à la fois aux Protistes, aux Algues inférieures et aux Ascomycètes, il semblerait que le centrosome soit, primitivement, un élément du noyau. Dans la promitose et la mésomitose, le centrosome reste constamment intranucléaire ; dans les mésomitoses les plus évoluées (Ascomycètes, Fucales), il apparaît généralement au sein du noyau, mais fonctionne au contact du cytoplasma ; dans les métamitoses, chez les Bryophytes, les Ptéridophytes et les Animaux supérieurs, le centrosome apparaît dans le cytoplasme et n'est jamais intranucléaire. Enfin, chez les Diatomées, le centrosome est localisé dans le cytoplasma, mais peut pénétrer, sous forme de « fuseau central », dans le noyau.

Le centrosome est-il un élément permanent de la cellule ? Il semble qu'il soit permanent dans les protocaryons des Protistes ; il serait permanent aussi dans le cytoplasma des Diatomées. Chez les Ascomycètes et les Phéophycées, il est impossible de se prononcer sur la permanence du centrosome ; même si celui-ci était permanent, il ne serait pas possible de le distinguer parmi les autres granulations colorables présentes dans le noyau. Dans les cas de métamitose, enfin, il paraît certain que le centrosome est un élément *transitoire*, différencié dans le cytoplasma pendant la prophase de la cinèse au cours de laquelle il interviendra.

Ce comportement si divers du centrosome, d'origine nucléaire et permanent chez les Etres inférieurs, d'origine cytoplasmique et transitoire chez les Végétaux supérieurs, d'origine cytoplasmique, permanent et présentant des aspects particuliers chez les Diatomées, mérite d'être souligné.

Rapports du centrosome avec le cytoplasme et les constituants du noyau. — Au voisinage des centrosomes, le cytoplasme et les constituants du noyau présentent, d'une manière générale, des dispositions très spéciales.

Chez les *Fucus*, au cours de la prophase méiotique, le peloton synizésique est localisé au voisinage du centrosome, comme attiré par ce dernier. Cette attirance du centrosome pour les chromosomes a souvent été signalée dans la cellule animale (Rabl, etc...) ; n'est-ce pas un phénomène de même nature que manifeste, lorsque les centrosomes existent, la montée des chromosomes fils aux pôles, à l'anaphase ?

Chez les Diatomées, Bütschli, Lauterborn, Karsten s'accordent pour signaler que le noyau est déprimé au contact du centrosome ; des observations analogues ont été rapportées par Flemming (cellules péritonéales des larves de Salamandre).

Enfin, le cytoplasma s'oriente, autour des centrosomes, sous forme de lignes rayonnantes, dont l'ensemble constitue l'aster. La caryolymphe est orientée, d'une manière tout à fait analogue, à la périphérie des centrosomes sous forme de lignes groupées en aigrettes coniques ; celles-ci, réunies par leur base, à travers la cavité du noyau, constituent le fuseau. Les figures fusoriales et astériennes ont été souvent comparées, depuis Fol (1873), au spectre magnétique obtenu par l'orientation de la limaille de fer sous l'influence des pôles d'un aimant ; juste comparaison si l'on s'en tient aux apparences : la limaille est ordonnée, autour des pôles aimantés, sous forme de lignes divergentes ; dans le champ créé par deux pôles de signe contraire, les lignes s'étendent de l'un à l'autre, exactement comme celles d'un fuseau caryocinétique, tandis que, autour de chacun d'eux, les alignements de limaille rappellent étroitement les lignes des asters. Errera (1880), Ziegler (1895), Rhumbler (1903), Hartog (1905), se sont même appuyés sur ces aspects pour tenter d'interpréter le rôle des centrosomes ; ceux-ci agiraient, selon ces auteurs, en créant un champ, soit électrique, soit magnétique, soit d'une nature toute spéciale et sans équivalent connu hors du domaine biologique (théorie du « mitokinétisme », de Hartog). Pour Lillie (1903), les centrosomes seraient, l'un et l'autre, chargés négativement ; et, si la figure achromatique offre l'aspect d'un spectre magnétique produit par deux pôles contraires, c'est que la région équatoriale du fuseau, d'une part, la périphérie de la cellule, d'autre part, seraient chargées positivement ; les particules colloïdales situées dans les champs ainsi créés seraient polarisées et, se comportant comme les grains de limaille, donneraient lieu aux lignes astériennes et fusoriales. De telles théories (Cf. p. 226) sont séduisantes à certains égards ; on conçoit que le centrosome puisse être, dans la cellule, l'origine d'un champ de force, force susceptible d'orienter les micelles de la caryolymphe ou du cytoplasme, et d'agir à distance sur les chromosomes ou le noyau, soit pour les attirer, soit pour les repousser.

D'autres biologistes ont envisagé des interprétations différentes. Bütschli a admis que les centrosomes sont, au moins au cours de la mitose, des lieux de fixation continue, sans doute par réaction chimique, de matières fluides provenant de leur ambiance, c'est-à-dire du cytoplasme ou du fuseau ; un appel de matériaux aurait ainsi lieu, pendant toute la cinèse, vers les centrosomes, et les lignes de l'aster ou du fuseau ne seraient autre

chose que des veinules par lesquelles cheminerait les substances attirées. Pour étayer son hypothèse, Bütschli avait imaginé le modèle suivant : une solution de gélatine, épaisse et contenant de petites bulles d'air, est chauffée, puis brusquement coagulée et alors abandonnée au refroidissement ; les bulles d'air se contractent ; elles exercent ainsi des tractions sur la masse gélatineuse ; autour de chaque bulle se forme alors un halo de lignes rayonnantes et, entre deux bulles voisines, apparaissent des lignes rappelant beaucoup celles d'un fuseau. On peut imiter ainsi, d'une manière frappante, des figures achromatiques. La théorie de Bütschli n'est peut-être pas dépourvue de toute part de vérité. Chambers a, en effet, réussi, récemment, à faire entrer dans des asters, par microdissection, de fines granulations cytoplasmiques ; celles-ci sont alors nettement entraînées vers les centrosomes, en suivant les lignes astériennes, comme si ces dernières étaient occupées par un courant très marqué. L'action des centres sur les chromosomes, pendant la mitose, est explicable par cette théorie, et plus facilement peut-être, que par les théories électrique ou magnétique. Celles-ci sont peut-être, en revanche, mieux susceptibles de rendre compte des actions exercées à distance sur le noyau quiescent ou les chromosomes prophasiques, par les centrosomes au repos et dépourvus d'asters. En réalité, aucune de ces théories n'est satisfaisante (cf. p. 227), et le rôle des centrosomes dans les dispositifs caryocinétiques reste encore entouré de mystère.

Il ne faut pas oublier, d'ailleurs, le fait très important de l'*absence des centres chez les Végétaux supérieurs*. C'est sans doute en raison de cette absence que la figure caryocinétique de ces plantes ne présente jamais d'asters ; et, s'il est vrai que le fuseau est, chez ces mêmes Végétaux, un corps homogène, sans « fibres », ni lignes d'aucune sorte, il faut peut-être rapporter aussi cet important caractère à l'absence de centrosomes. Cependant, les chromosomes des Végétaux supérieurs se meuvent dans le fuseau d'une manière aussi efficace et aussi rapide que chez les Animaux ; dans la racine d'Oignon, en l'absence de centrosomes, l'anaphase dure environ 2'5 (Laughlin) ; elle dure de 2 à 3', avec des centrosomes aux pôles du fuseau, dans les cellules mésenchymateuses de l'embryon de Poulet (Lewis) ; d'autres exemples de même ordre ont été donnés plus haut (Cf. p. 220). Il est donc tout à fait impossible de préciser quelle peut-être le rôle des centrosomes dans les mitoses auxquelles ils participent.

CENTROSOMES ET APPAREIL FLAGELLAIRE

On sait que c'est en 1896-1897 qu'ont été affirmées, pour la première fois, par Belajeff pour les spermatozoïdes végétaux, Meves pour les spermatozoïdes animaux, Henneguy pour les cellules ciliées, les homologies entre le corpuscule colorable auparavant observé au point d'insertion des flagelles ou des cils, et les centrosomes. On sait aussi que cette affirmation n'a pas été suivie par tous les cytologistes, certains soutenant que l'inter-

prétation des éléments colorables situés à la base des flagelles devait être réservée et créant, pour les désigner, le terme de blépharoplaste. Au cours de cet exposé, on démontrera donc d'abord, par l'étude des spermatozoïdes des Archégoniates (Bryophytes, Ptéridophytes et, surtout, Cycadales), que les « blépharoplastes » sont bien des éléments de même nature que les centrosomes ; puis on étudiera les relations entre les centrosomes et l'appareil flagellaire chez les Végétaux inférieurs.

Centrosomes et appareil flagellaire dans les spermatozoïdes des Archégoniates

On envisagera successivement le cas des Bryophytes et Ptéridophytes, puis celui des Cycadales.

Bryophytes et Ptéridophytes. — On a indiqué, dans le précédent paragraphe, que *la dernière mitose spermatogenétique*, chez les Bryophytes et les Ptéridophytes, s'effectue, d'après de nombreux cytologistes, avec le concours de centrosomes. Ce fait paraît surtout bien établi chez les Péridophytes ; les descriptions de Sharp (1912, 1914) relatives à la spermatogenèse chez *Equisetum* (fig. 149) et *Marsilia* sont particulièrement caractéristiques à cet égard ; chez *Marsilia* et *Onoclea*, Shaw et, chez *Nephrodium*, Yamanouchi ont observé et figuré des images tout à fait analogues : mais il est intéressant de noter que ces auteurs se refusent à considérer les deux corpuscules colorables présents au voisinage immédiat des pôles du fuseau de la dernière mitose spermatogenétique de ces plantes comme des centrosomes ; il les qualifient de blépharoplastes ; cependant, ces grains paraissent, suivant les dessins des auteurs, se comporter exactement, vis-à-vis du fuseau, comme des centrosomes ; et, quand la mitose est achevée, le noyau de chaque spermatide présente au voisinage du « blépharoplaste » unique demeuré dans le cytoplasma, la dépression caractéristique de l'influence du centrosome, reconnue depuis si longtemps chez les Diatomées. Il n'y a donc pas lieu de considérer comme des éléments *sui generis* ces corpuscules polaires de la dernière mitose anthéridienne d'*Onoclea* ou de *Nephrodium* : ce sont des centrosomes.

Si toutes les descriptions sur lesquelles sont appuyées ces conclusions sont exactes, chaque spermatide de Bryophyte ou de Ptéridophyte contient donc, dès le début, un centrosome localisé dans le cytoplasma. Au cours de la métamorphose de la spermatide en spermatozoïde, ce centrosome va subir de très importantes modifications.

D'une manière très générale, chez les Bryophytes et les Ptéridophytes, *les dimensions* du centrosome de la spermatide *s'accroissent* : ce corpuscule devient d'abord un grain relativement volumineux, présentant un contour irrégulier, uniformément colorable (*Blasia*, *Nephrodium*), ou présentant un centre ne fixant pas les colorants (*Equisetum*) et offrent ainsi un aspect vésiculeux (fig. 149, *e*).

Ensuite, le grain, homogène ou vésiculeux, se désagrège en deux ou

plusieurs fragments ; il semble alors que ceux-ci s'ordonnent en un cordon moniliforme ou lisse, court chez les Hépatiques (*Blasia*), très long chez les Ptéridophytes ; dans ce dernier cas, il est évident que les débris de la vésicule centrosomienne ne suffisent pas à former un élément aussi allongé ; il est nécessaire d'admettre que ce cordon croît par adjonction, à l'une de ses extrémités ou à ses deux extrémités, de parties formées *de novo* aux dépens du cytoplasma. Chez *Equisetum*, cet élément est nettement moniliforme et chacun des grains qui le constituent devient l'origine d'un flagelle (fig. 149, *f*) ; chez *Marsilia*, c'est un filament lisse sur lequel les flagelles sont insérés côte à côte. Chez les Bryophytes, où les images sont moins précises, il semble que chacun des deux flagelles soit attaché à une des extrémités du corps centrosomien (cf. p. 713).

Fig. 149. — Centrosomes et appareil flagellaire au cours de la spermatogenèse chez *Equisetum arvense* ; de *a* à *d*, dernière mitose spermatogenétique, accomplie avec le concours de centrosomes ; de *e* à *g*, métamorphoses du centrosome-fils, dans chaque spermatide, et formation des flagelles (d'après L. W. Sharp, 1912).

Ce dernier paraît, en outre, exercer une action attractive très nette sur le noyau ; il se contourne en spirale et le noyau s'étire vers lui (fig. 149, *g*), de la même manière, puis vient s'appliquer plus ou moins étroitement contre lui. C'est là, semble-t-il, une manifestation très nette de la nature centrosomienne de ce filament.

Cycadales. — C'est à Ikeno (*Cycas revoluta*) et à Webber (*Zamia integrifolia*) que l'on doit, presque simultanément, la découverte des centrosomes chez les Cycadales. Caldwell (1907), puis, tout récemment (1928), D. G. Downie ont repris cette étude chez *Microcycas calocoma* ; mais c'est surtout aux travaux de Chamberlain sur *Dioon edule* (1907, 1909), *Ceratozamia mexicana* (1912), *Stangeria paradoxa* (1916) que sont dues les connaissances modernes sur cette importante question ; c'est sur ces travaux, qui confirment et précisent ceux d'Ikeno et de Webber (le comportement du centrosome paraît être essentiellement le même dans toutes les espèces étudiées), que sera basé l'exposé suivant.

C'est dans le cytoplasme de la cellule qui, par sa division, donnera naissance aux deux spermatozoïdes (cellule spermatogène), que l'on aperçoit, pour la première fois, les éléments centrosomiens ; il est, d'ailleurs, extrêmement difficile de préciser leur origine ; le cytoplasme de la cellule spermatogène renferme plus d'un élément retenant l'hématoxyline et il semble qu'il soit difficile de distinguer ceux de ces corpuscules qui sont des chondriosomes altérés ou des précipités vacuolaires, de celui ou de ceux qui représentent des centrosomes. Quand ceux-ci sont indubitablement reconnaissables, ils sont au nombre de deux, rapprochés l'un de l'autre (*Dioon*) ou situés au voisinage de deux pôles opposés du noyau (*Ceratozamia*, *Stangeria*) ; chez *Dioon*, d'ailleurs, ils ne tardent pas à s'écarter l'un de l'autre pour venir occuper, par rapport au noyau, des régions diamétralement opposées.

A ce moment, les centrosomes se présentent comme des sphérules intensément et uniformément colorables, toujours assez volumineuses ; chez *Ceratozamia*, où elles atteignent la dimension la plus élevée, le diamètre de chacune d'elles est de 20 à 27 μ (les noyaux d'*Allium Cepa* ont un diamètre de 15 à 20 μ). Autour d'elles, le cytoplasme est orienté suivant des lignes rayonnantes extrêmement longues et accusées, simples ou, rarement, ramifiées, lignes qui forment un aster particulièrement remarquable. D'après Chamberlain, ces lignes correspondraient à des courants cytoplasmiques dirigés vers le centrosome, courants assez puissants pour entraîner avec eux un grand nombre des inclusions colorables présentes dans le cytoplasme : d'où l'aspect moniliforme (chaque renflement étant constitué par un élément colorable) que présentent alors les lignes astériennes. Enfin, ces inclusions paraissent se fondre le long de ces lignes, rendant celles-ci plus accentuées encore et plus colorables.

La droite passant par les deux centrosomes était alors *parallèle* au grand axe du tube pollinique ; pendant la prophase de la mitose du noyau spermatogène, chaque centre effectue, dans le même sens par rapport au noyau, un mouvement de 90°, de manière à venir se placer suivant une droite *perpendiculaire* à ce même grand axe. Dans cette nouvelle position les centres deviennent plus volumineux, cessent de se colorer uniformément : il semble qu'ils se creusent, à ce moment, de cavités plus ou moins nombreuses. Autour de chacun d'eux rayonne toujours un aster extrêmement développé.

C'est alors que se produit la division du noyau de la cellule spermatogène ; cette mitose a été figurée, chez *Zamia floridana*, par Webber ; l'axe de son fuseau se confond avec la ligne joignant les centrosomes ; mais la longueur du fuseau est sensiblement moindre que la distance séparant les centrosomes (qui semblent être à ce moment, chez *Zamia* des vésicules à paroi mince) et ceux-ci restent donc, pendant la caryocinèse, assez éloignés des pôles.

Il semble, par conséquent, qu'ils ne participent pas effectivement à cette division. Après la mitose, en effet, quand les noyaux-fils sont constitués, on observe, auprès de chacun d'eux, à l'emplacement auquel se trouvait

auparavant le centrosome auréolé de l'aster, un amas de très nombreuses et fines granulations, amas qui résulte évidemment de la désagrégation, pendant la mitose, de la matière colorable du centrosome. Ces grains ne tardent pas à s'ordonner en un corps allongé et aplati où ils se confondent, et cette bandelette exerce aussitôt sur le noyau, dont la dimension s'accroît alors considérablement, une action attractive manifeste : action attractive sur la membrane nucléaire qui vient au contact du ruban centrosomien et, en même temps, action attractive sur le matériel contenu dans le noyau, qui, dans la région influencée par le corps centrosomien, est plus dense qu'ailleurs. Le ruban ainsi ébauché s'allonge ensuite suivant un trajet hélicoïdal, de manière à former 5 à 7 tours de spire (souvent jusqu'à 10 tours) ; sur toute la surface supérieure de ce ruban naissent des soies raides dont chacune se prolonge hors du cytoplasme en un long et fin flagelle. A ce moment, la bande centrosomienne a perdu contact avec le noyau ; elle coiffe ce dernier, dont elle est séparée par une mince couche cytoplasmique, de ses cinq ou six tours de spire, et les flagelles qui la garnissent, animés de mouvements rapides, suffisent à entraîner la masse volumineuse du spermatozoïde.

De ces faits, relatifs aux relations entre les flagelles des spermatozoïdes et les éléments colorables dont ils dérivent et sur lesquels ils s'insèrent, chez les Ptéridophytes et les Cycadales (on peut, dans un souci de rigueur, négliger le cas des Bryophytes, ce dernier étant insuffisamment connu), une notion se dégage de manière très nette : *ces éléments colorables sont des centrosomes modifiés.* Le fait que, chez les Ptéridophytes comme chez les Cycadales, ces éléments exercent, sur les parties voisines du cytoplasme ou du noyau, l'action « attractive » si caractéristique des centrosomes, le fait que, chez les Ptéridophytes, ils participent effectivement, en occupant les pôles du fuseau, à la dernière mitose spermatogenétique, suffisent à imposer cette conclusion. D'ailleurs, l'étude de la spermatogenèse des Animaux apporte, en faveur de cette même conclusion, des faits peut-être plus démonstratifs encore. Meves a montré, par exemple, que, chez le Lépidoptère *Pygaera*, des flagelles se forment, au cours de la spermatogenèse, très précocement : chaque spermatocyte de premier ordre est déjà pourvu de quatre flagelles ; ces derniers sont insérés deux par deux, sur deux corpuscules colorables qui, lors de la mitose de laquelle naîtront les spermatocytes de deuxième ordre, occupent les pôles du fuseau ; lors de cette mitose, on voit donc, surmontant les pôles, parmi les lignes astériennes, les deux flagelles. Chaque spermatocyte de deuxième ordre reçoit ainsi deux flagelles insérés sur un centrosome ; ce dernier se divise, au moment de la mitose de laquelle naîtront les spermatides, et chacune de ses moitiés emporte un flagelle ; lors de cette mitose on voit donc, surmontant chaque pôle du fuseau, un centrosome pourvu d'un flagelle et entouré d'un aster. Chaque spermatide reçoit ainsi un centrosome pourvu d'un flagelle ; c'est autour de celui-ci dont la longueur s'accroîtra considérablement, mais dont la connexion centrosomienne ne sera jamais rompue, que s'organise la queue du spermatozoïde.

En raison de ces indubitables homologies, il semble qu'il y ait avantage à abandonner définitivement le terme *blépharoplaste*, créé par WEBBER pour exprimer que ces éléments colorables en relation avec les flagelles n'ont rien de commun avec les centrosomes ; il peut cependant paraître avantageux de posséder un nom spécial pour désigner les éléments centrosomiens fonctionnant, non plus aux pôles caryocinétiques, mais au point d'insertion des flagelles ; or, le terme *mastigosome* créé par CHATTON pour exprimer, précisément, les *différences fonctionnelles* qui existent entre les corpuscules colorables situés à la base des flagelles, corpuscules auxquels ce terme est réservé, et les centrosomes, paraît pouvoir être retenu. Centrosomes et mastigosomes sont des éléments de même nature, mais fonctionnent différemment : les premiers semblent, dans beauconp de cas, présider aux mouvements mitotiques ; les seconds semblent présider aux mouvements flagellaires. Des centrosomes typiques peuvent devenir mastigosomes (Ptéridophytes) ou bien les mastigosomes peuvent apparaître dans le cytoplasma sans avoir été précédés de centrosomes (Cycadacées). L'étude de l'appareil flagellaire interne des Flagellés verts achèvera de confirmer et de préciser cette notion d'un *système cinéto-flagellaire*, d'une *cinétide* (CHATTON), différencié dans toutes les cellules pourvues d'organes locomoteurs externes.

Centrosomes et appareil flagellaire chez les Algues et les Champignons

Les cellules mobiles, végétatives ou reproductrices, abondent chez les Champignons et, surtout chez les Algues ; on n'a cependant, obtenu, par l'étude de ces Végétaux, que des résultats fragmentaires et d'importance restreinte concernant les rapports entre les centrosomes et l'appareil flagellaire.

STRASBURGER, étudiant la structure des zoospores d'*Œdogonium*, signale l'existence d'un petit grain réfringent à la base de chaque flagelle ; il s'agit là, évidemment, de mastigosomes. DAVIS a décrit la formation des zoospores de même type (*stéphanoconté*) de *Derbesia* : des granules très colorables, apparus dans le cytoplasme, au voisinage du noyau, se disposent en cercle, contre la membrane protoplasmique, à quelque distance du pôle antérieur de la future spore ; puis ils se fusionnent et, de la ligne circulaire intensément colorée, ainsi formée, naissent les flagelles.

TIMBERLAKE observe, au point d'insertion des flagelles, dans les zoospores d'*Hydrodictyon*, un petit grain situé contre la membrane protoplasmique et relié au noyau par un fin tractus. Plus complètes sont les observations de HARTMANN sur la formation des flagelles dans les cellules végétatives d'*Eudorina* ; dans la cellule inachevée, encore dépourvue de flagelles, le noyau, piriforme, possède une extrémité pointue au niveau de laquelle on observe un grain colorable représentant le centrosome ; ce noyau gagne d'abord le pôle antérieur de la cellule avec laquelle il entre

en contact par son extrémité pointue ; puis il rétrograde et revient au centre de la cellule ; mais, au pôle antérieur de celle-ci, on observe désormais un couple de corpuscules colorables, représentant évidemment deux mastigosomes, dont chacun donne naissance à un flagelle.

Retzius, puis Meves, ont signalé l'existence d'une paire de minuscules mastigosomes, au point d'insertion des flagelles, dans le spermatozoïde des *Fucus*.

Chez les Champignons, les données de cet ordre sont encore plus restreintes ; les travaux de Griggs sur *Rhodochytrium*, de Nishimura sur *Plasmopara Halstedtii*, de Cotner sur *Blastocladia*, et de quelques autres, ont montré seulement qu'il existe, dans les zoospores de ces Végétaux, un granule très colorable, situé au point d'insertion des flagelles, et correspondant évidemment au mastigosome.

Centrosomes et appareil flagellaire chez les Flagellés

Que le comportement du centrosome par rapport à l'appareil flagellaire soit essentiellement le même chez les Protistes flagellés que dans les gamètes flagellés des Etres supérieurs, est non seulement vraisemblable *à priori*, mais encore démontré par des faits bien établis.

Chez tous les Flagellés, ou dans les cellules flagellées (zoospores, gamètes) d'êtres inférieurs, la racine du flagelle est en contact, dans le cytoplasma, avec un granule intensément et uniformément colorable que beaucoup d'auteurs, tenant à réserver ses homologies, désignaient sous le nom de blépharoplaste. Or, on connaît un assez grand nombre d'exemples de cellules flagellées d'Etres inférieurs dans lesquelles ce corpuscule joue, lors de la caryocinèse, le rôle d'un centrosome.

I. — Chez les *Trichomonas*, par exemple, objet de très nombreuses recherches, on observe des faits particulièrement instructifs : ces Flagellés incolores dont une description a été donnée, dès 1901, par Laveran et Mesnil, possèdent un appareil locomoteur externe et interne de constitution compliquée. *L'appareil externe* est constitué d'une part, de trois (*Trichomonas Batrachorum*, p. ex.) ou quatre (*T. vaginalis*, p. ex.) flagelles, insérés à l'extrémité antérieure, arrondie, de la cellule, d'autre part d'une membrane très mince, commençant au point d'insertion des flagelles, s'étendant, attachée à la cellule par l'un de ses bords, tandis que l'autre bord, libre, ondule librement, jusqu'au voisinage du pôle postérieur de l'individu ; en ce point, elle se termine par un long flagelle dirigé vers l'arrière : les deux flagelles antérieurs et la *membrane ondulante*, terminée par le flagelle postérieur, représentent donc les différenciations externes de cet appareil locomoteur. *Les différenciations internes* dont la description la plus récente est due à Grassé (1926 ; Cf. aussi Lwoff et Lwoff, 1931) sont les suivantes (fig. 150, A) : au point d'insertion des flagelles est un corpuscule granuleux, intensément et uniformément colorable ; on le désignera dès maintenant sous le nom de *mastigosome* ; ce mastigosome se prolonge,

sur toute la ligne d'insertion de la membrane ondulante, par un filament, mince et avide de colorants, la *côte*, filament le long duquel sont alignés, dans certaines espèces, des grains également sidérophiles : les *grains paracostaux* ; enfin, au mastigosome est attaché, soit directement, soit par un très fin tractus, un gros bâtonnet très colorable, droit ou recourbé, plus ou moins allongé : c'est l'*appareil parabasal* de Janicki (1). L'étude de la cellule de *Trichomonas* révèle donc la présence, *groupés autour du mastigosome*, d'éléments locomoteurs externes (flagelles ; membrane ondulante) et de corps sidérophiles internes (corps parabasal ; côte ; grains paracostaux) ; cet ensemble constitue un appareil complexe : *l'appareil cinéto-flagellaire* du Protiste.

La division celllulaire a été décrite par de nombreux auteurs et, notamment, par Kuczynski (1914), Kofoid et Swezy (1916), Wenrich (1921), Grassé (1926) ; elle est annoncée, très souvent, par un étranglement du mastigosome qui se présente alors sous l'aspect d'un haltère ; cet

1. L'appareil parabasal, souvent aperçu chez des Protistes très divers, mais confondu avec d'autres éléments cinétiques, ou même interprété comme correspondant à un second noyau, a été distingué, pour la première fois, de tous les autres éléments cellulaires, par Janicki (1911). Le corps parabasal peut affecter, suivant les espèces, des formes variables ; il peut aussi se multiplier par division ; souvent, il se compose de deux parties : l'une, constamment présente, avide de colorants et paraissant de nature lipoïde (Grassé), est dite « substance chromophile » ; l'autre, susceptible de variations quantitatives considérables, parfois même absente, retenant faiblement les colorants, est nommée « substance chromophobe » ; on peut, enfin, supposer (Grassé, 1926 ; A. et M. Lwoff, 1930) qu'aux lipoïdes sont associés, dans l'appareil parabasal, des protéides ; celui-ci présenterait ainsi une constitution comparable, dans une certaine mesure, à celle des chondriosomes ; il est, d'ailleurs, comme ces derniers, détruit ou altéré par l'acide acétique. L'appareil parabasal est, le plus souvent, en connexion, soit avec un centrosome ou un mastigosome, soit avec un dérivé centrosomien (*parabasosome* de A. et M. Lwoff, 1930) ; mais il peut perdre cette connexion. Le corps parabasal tient toujours une place importante dans la morphologie des Flagellés et mêmedes cellules de certains Métazoaires (Spongiaires, urnes des Siponculidés, Volkonsky, 1930) ; aussi de très nombreuses recherches lui ont-elles été consacrées, et celles-ci ont conduit, dans l'ensemble, à deux types d'interprétations bien différents.

Kofoid (1916), Swezy (1916), Chatton (1924), A. et M. Lwoff (1929, 1930, 1931) ont surtout considéré les connexions de l'appareil parabasal avec des éléments de la cinétide. Ces rapports expriment, en effet, suivant A. et M. Lwoff, une « *dépendance génétique* » ; un corps parabasal ayant perdu ses connexions avec le dérivé centrosomien ne peut plus se diviser ; il est voué à dégénérer ; mais le corps centrosomien formera ensuite un nouveau parabasal. Dégénérescence du parabasal (l'apparition de la « substance chromophobe » serait précisément un signe de dégénérescence), puis formation d'un nouveau parabasal à partir d'un mastigosome ou d'un parabasosome, sont deux phénomènes qui, dans certains cas, peuvent se succéder en un cycle régulier (A. et M. Lwoff, Volkonsky), parfois superposable au cycle même des cellules. Le parabasal est donc un élément de la cinétide, élément dont le rôle propre est inconnu.

L'autre interprétation a été défendue par Duboscq et Grassé (1925 1928, 1931) et par Grassé (1926, 1929) ; d'après ces auteurs, l'appareil parabasal est, dans la cellule des Flagellés, l'homologue de l'idiozome des spermatides des Métazoaires. Or, pour Duboscq et Grassé, l'idiozome représente lui-même l'appareil de Golgi de la spermatide (Cf. p. 334 et p. 740) ; le parabasal serait donc ainsi l'appareil de Golgi des Protistes. Du point de vue fonctionnel, le parabasal se comporterait comme une « glande interne », susceptible d'élaborer des matériaux qui seraient ensuite rejetés dans le cytoplasme, et la « substance chromophobe » serait précisément un produit d'élaboration. Quant aux rapports du parabasal avec la cinétide, ils n'indiqueraient pas une dépendance génétique, mais seraient seulement un nouveau témoignage de l'attraction qu'exercent les corps centrosomiens sur divers constituants cellulaires (Cf. p. 268); Cette conception de Duboscq et Grassé rendrait compte des différents histochimiques considérables qui existent entre le parabasal et les éléments de la cinétide (ceux-ci ne sont pas altérés par l'acide acétique), s'il ne paraissait solidement établi, pour toute une série de raisons générales bien mises en lumière par A. et M. Lwoff (1930), qu'aucune homologie n'est possible, ni entre le parabasal et l'idiozome, ni entre le parasal et l'appareil de Golgi.

étranglement intéresse aussi le corps parabasal, qui subit une fissuration longitudinale. Le mastigosome géminé, entraînant le corps parabasal fissuré et les autres éléments de l'appareil cinéto-flagellaire, vient alors s'appliquer contre le noyau ; de nouveaux flagelles et une nouvelle côte, à laquelle répond une nouvelle membrane ondulante, apparaissent à partir du mastigosome en voie de dédoublement. Le clivage du mastigosome et du corps parabasal s'achève et l'une des moitiés ainsi séparées, entraînant

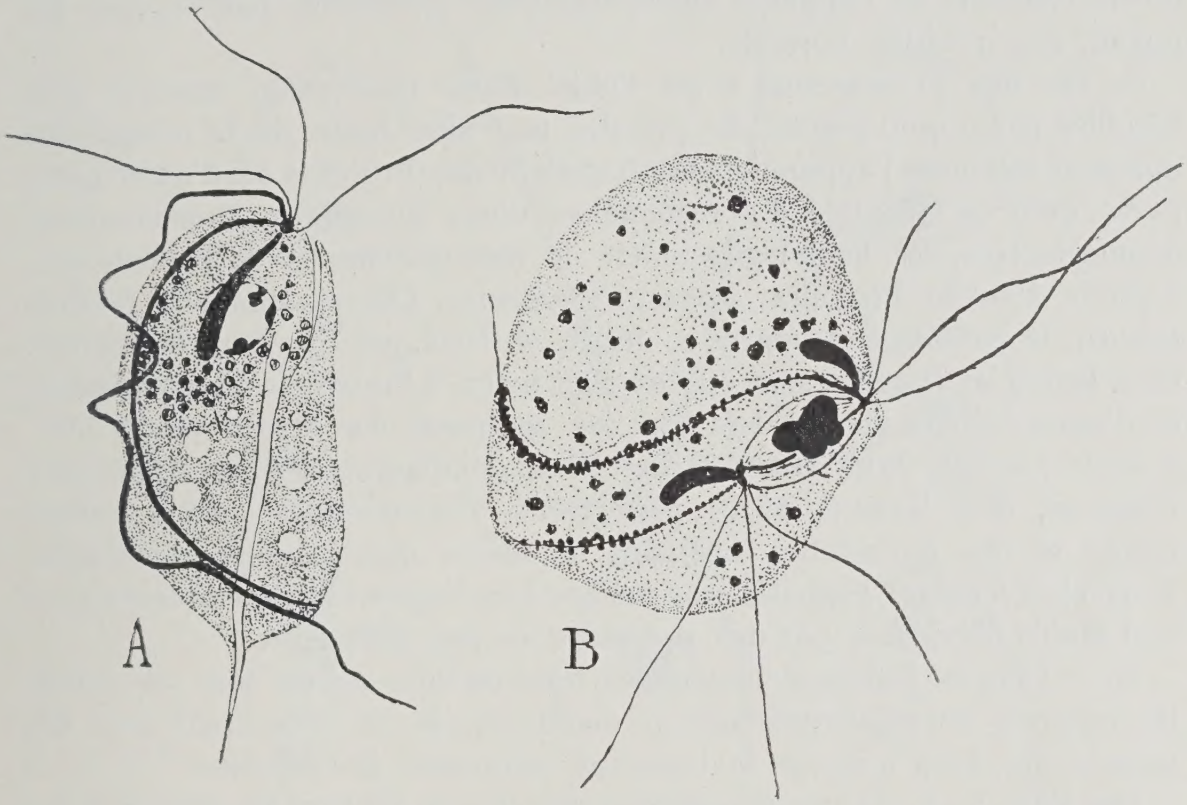


FIG. 150. — A. *Trichomonas Caviae*. Trophozoïte (individu végétatif) montrant les divers constituants cellulaires : les trois flagelles, la côte (avec la membrane ondulante) et l'appareil parabasal, en forme de massue, sont insérés sur le mastigosome. Sous l'extrémité libre du corps parabasal, on distingue le noyau. Dans le cytoplasme, on observe diverses granulations et un bâtonnet peu colorable, dont la pointe fait saillie à l'extrémité postérieure de la cellule : l'*axostyle*, élément de rôle inconnu et formé, lui aussi, au contact du mastigosome (d'après GRASSÉ, 1926). — B. *Trichomonas Batrachorum* en voie de division ; chaque pôle du fuseau est occupé par un complexe centrosomien en connexion avec trois flagelles, une côte (suivant laquelle sont alignés les grains paracostaux) et un appareil parabasal. On distingue la centrodermose unissant l'un à l'autre les deux pôles du fuseau et, au milieu de celui-ci, l'amas chromosomique (d'après GRASSÉ, 1926).

avec elle des flagelles et une côte, s'éloigne de l'autre en suivant la surface du noyau : le mouvement s'arrête quand les deux mastigosomes qui, d'ailleurs restent unis l'un à l'autre par un tractus chromophile (centrodesmose), occupent des pôles nucléaires opposés. A ce moment, la substance achromatique du noyau s'oriente en lignes, sous l'influence des mastigosomes qui paraissent fonctionner comme centrosomes : le fuseau, sur lequel se disposent les chromosomes, est réalisé ; à la métaphase d'une telle mitose (fig. 150, B), chaque pôle du fuseau est donc occupé par un véritable centrosome auquel se rattachent de nombreuses annexes : des flagelles, une

côte avec grains paracostaux, un parabasal ; c'est essentiellement, avec la complication que représente l'existence du parabasal et de la côte, le dispositif décrit par MEVES lors des mitoses spermatogenétiques de *Pygaera*. L'homologie du mastigosome et du centrosome ressort ici d'une manière évidente. Quand les noyaux-fils seront constitués, les *centro-mastigosomes* resteront à leur contact et, d'autre part, resteront réunis par une centrodesmose. Puis, quand la séparation des deux nouveaux individus interviendra, la centrodesmose sera rompue et, dans chacun d'entre eux, les divers éléments de l'appareil cinéto-flagellaire prendront, par rapport au noyau, leur position normale.

Ce cas des *Trichomonas* a été l'objet d'une description quelque peu détaillée parce qu'il permet de prendre une idée nette de la complexité que peut atteindre l'appareil cinéto-flagellaire des Protistes et, d'autre part, parce qu'il est possible d'y reconnaître d'une manière particulièrement démonstrative, les homologies entre le mastigosome et le centrosome. L'étude d'autres Flagellés : *Monas*, *Copromonas*, Chrysomonadines (*Ochromonas*), le curieux *Cinetidomyxa*, décrit, en 1924, par CHATTON et LWOFF, chez lequel les flagelles sont entièrement inclus à l'intérieur du cytoplasma, et d'autres objets encore, tels que les zoospores des Myxomycètes (*Stemonitis flaccida*, JAHN, 1904) et des Plasmodiophoracées (*Plasmodiophora Brassicæ*, Mlle TERBY, 1923), permettent d'observer les mêmes phénomènes et de reconnaître ainsi, de la même manière, ces homologies. Mais, chez d'autres Flagellés, ces mêmes homologies sont démontrées avec non moins d'évidence par des processus un peu différents.

II. — Chez les Chlamydomonadines, dans certains genres tout au moins, les rapports entre centrosomes et mastigosomes se présentent sous des aspects qui, bien qu'assez mal connus, paraissent intéressants.

Dès 1901, P. A. DANGEARD signalait que chacun des deux flagelles de *Polytoma uvella* est inséré sur une granulation très colorable, le *blépharoplaste* ; les deux blépharoplastes, étroitement contigus, sont unis au noyau, situé vers le milieu de la cellule, par un tractus sidérophile très fin, le *rhizoplaste* ; enfin au point de contact entre l'extrémité du rhizoplaste et la membrane nucléaire, on observe un grain présentant la même affinité pour les colorants : le *condyle*. Cette disposition a été signalée de nouveau, en 1917, par Géza ENTZ, puis étudiée, tout récemment, par VOLKONSKY (1930) : le condyle est un renflement formé, au niveau de la membrane nucléaire, par le *mastigomite* (*rhizoplaste* de P. A. DANGEARD et *centronema* de ENTZ) unissant le *centrosome* intracaryosomien (fig. 151, *a*) au couple de *mastigosomes* (*blépharoplaste* de P. A. DANGEARD ou *basoplaste* de G. ENTZ) situés au voisinage de l'insertion des flagelles, mastigosomes eux-mêmes mutuellement reliés par une très courte *mastigodesmose* (fig. 151, *a*) ; en outre, VOLKONSKY a montré que, dans les individus adultes, chaque mastigosome porte un corps parabasal qui lui est attaché par un filament colorable extrêmement fin ; dans les individus plus âgés, ces corps parabassaux se multiplient ; ils sont alors disposés au voisinage du pôle antérieur du noyau ; chacun reste relié au couple de mastigosomes par un tractus

très ténu et l'ensemble de ces fins filaments constitue un cône d'aspect fibrillaire, connu depuis les descriptions de G. Entz.

La division de la cellule comporte des mésomitoses avec centrosomes

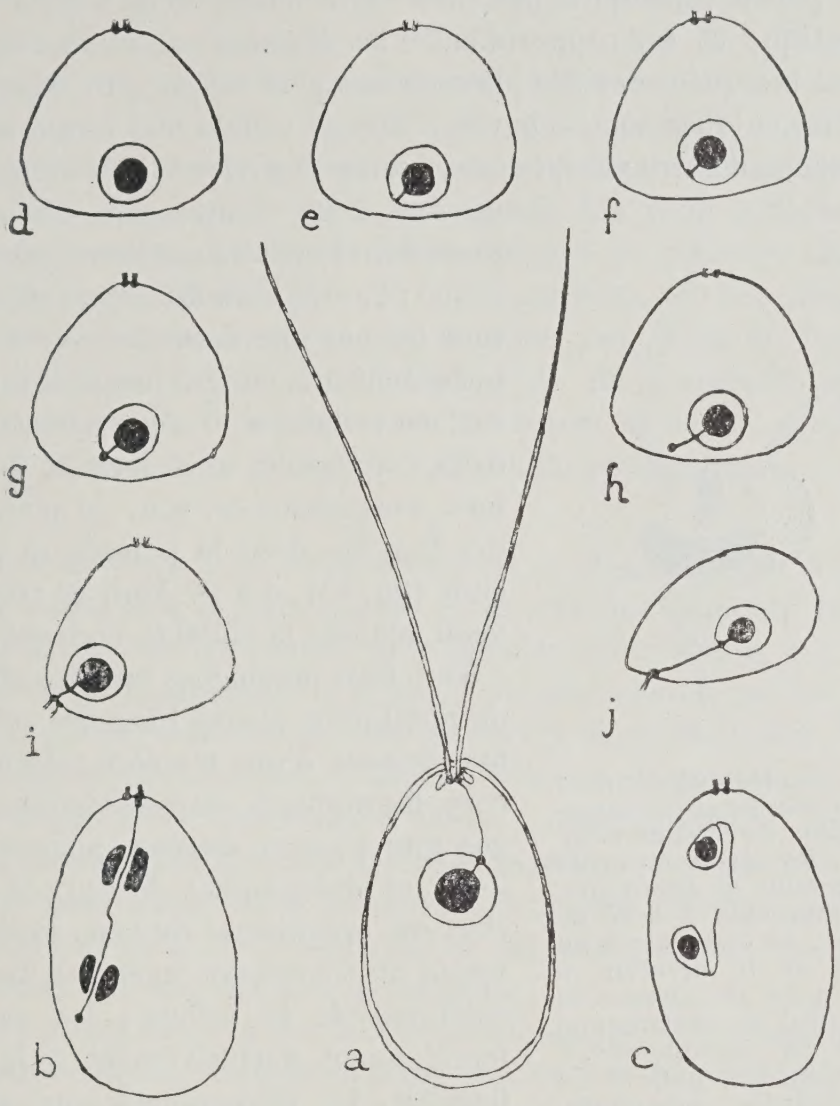


Fig. 151. — Division de l'individu et formation de deux cellules-filles flagellées chez *Polytoma uvella* (schématique : d'après Géza Entz, 1918). — *a*, individu végétatif : le mastigomite unit le centrosome, inclus dans le nucléole-caryosome, au couple de mastigosomes situé à la base des flagelles (noter le renflement formé par le mastigomite au niveau de la membrane nucléaire). — *b*, anaphase de la première division ; les deux groupes chromosomiques s'éloignent vers les pôles en suivant la centrodesmose, fin filament unissant les deux centrosomes polaires ; un des centrosomes est en contact intime avec les mastigosomes. — *c*, fin de la première division ; les noyaux-fils sont constitués ; la centrodesmose, encore visible, est rompue. — de *d* à *f*, divers stades de la formation des nouveaux flagelles (migration, hors du noyau et jusqu'à la surface de la cellule, d'un dérivé centrosomien issu du caryosome ; les flagelles poussent à partir de ce dérivé centrosomien ou mastigosome).

unis par une centrodesmose. Lors de la première division palintomique (1), toute la figure mitotique se transporte vers l'extrémité antérieure de la cellule, de telle sorte que l'un des centrosomes entre en contact plus

1. Une cellule-individu de *Polytoma* se cloisonne, par une succession de mitoses suivies de clivages cytoplasmiques, en 2, 4 ou 8 cellules qui se sépareront et constitueront, soit des gamètes (Cf. p. 695), soit de nouveaux individus. Chatton désigne (1925) ce type de multiplication, caractérisé par la formation successive de cellules toujours plus petites et dont le volume total n'excède pas celui de leur cellule-mère, par le nom de *palintomie* (Cf. p . 666).

ou moins intime avec les mastigosomes ; il semble donc que le mastigosome de l'individu en voie de bipartition exerce une action sur l'ensemble du corps fusorial et spécialement, sur les pôles. Le mastigosome ne paraît cependant pas intervenir effectivement dans le processus caryocinétique et les rapports entre les diverses parties de l'appareil cinétique sont indiquées par des phénomènes plus significatifs. Quand les divisions palintomiques sont achevées, chaque cellule-fille forme ses flagelles ; dans chacune d'entre elles, le centrosome se divise à l'intérieur du noyau ; un des deux centrosomes-fils ainsi formés reste dans la cavité nucléaire, contre la membrane ; l'autre sort du noyau et, tout en restant lié par une desmose avec le centrosome intranucléaire, émigre jusqu'en un point de la surface cellulaire ; il s'y divise aussitôt et les deux corpuscules ainsi formés, devenant, dès lors, mastigosomes, sont le point de départ des flagelles dont la poussée se produit aussitôt (fig. 151, *d* à *j*). Ainsi se trouve de nouveau réalisée la cinétide ci-dessus décrite.

FIG. 152. — Métaphase chez *Proteromonas longifila* : exemple typique de cinétide différenciée ; les divers éléments de la cinétide de *Proteromonas*, comparable à celle de *Polytoma*, se dédoublent au moment de la division ; à chaque pôle du fuseau se trouve ainsi un centrosome, uni, par un mastigomite, à un mastigosome porteur de deux flagelles néoformés. Sous la figure mitotique, on aperçoit le corps parabasal, dont la connexion avec la cinétide est rompue, ou invisible (d'après P. P. GRASSÉ, 1926).

Des faits analogues ont été observés chez de nombreux autres Flagellés. (fig. 152). Ils manifestent d'une manière très évidente encore, les rapports entre centrosomes et mastigosomes, puisque ceux-ci apparaissent comme dérivant directement de ceux-là ; toutefois, chez ces organismes du type *Polytoma*, la division du travail est constante dans l'appareil cinétique de la cellule ; les mastigosomes fonctionnent exclusivement à la racine des flagelles, les centrosomes aux pôles du fuseau. On s'achemine ainsi vers des Protistes chez lesquels l'indépendance réciproque de ces deux catégories de corpuscules est, au moins apparemment, permanente pendant tout le cycle vital.

III. — Les Trypanosomes peuvent être cités comme exemple de Protistes de ce type. On sait (Cf. p. 255) comment WASILIEWSKI et SENN ont, les premiers, montré que chez ces Etres, tous les organes de la vie de relation (flagelles, membrane ondulante) sont en rapport avec un corpuscule colorable situé à l'extrémité antérieure de la cellule, corpuscule que LAVERAN et MESNIL ont interprété comme représentant l'équivalent d'un centrosome, c'est-à-dire, dans la nomenclature moderne, d'un mastigosome. La cinétide des Trypanosomes n'est, à coup sûr, pas limitée à cet élément ; elle comporte un corps parabasal en forme de long filament, encore peu connu, et dont on ne sait s'il est inséré sur un mastigosome ou sur un parabasosome ; au voisinage des éléments de la cinétide existe, de plus, un

élément encore énigmatique, le « kinetonucleus » (Cf. A. et M. Lwoff, 1930). La complexité d'un tel ensemble incite à de prudentes interprétations ; on peut, toutefois, semble-t-il, admettre, d'après les travaux de nombreux prostitologues (Hartmann et Nöller, par exemple, chez *Trypanosoma theileri*, 1918, Schuurman Stekhoven chez *Tr. Brucei*, 1919) que le mastigosome, bâtonnet intensément colorable, subit, au moment de la mitose, une bipartition : il s'étrangle et se subdivise ainsi en deux mastigosomes-fils apparemment équivalents dont chacun sera affecté à l'une des cellules-filles. Sur l'un de ces mastigosomes-fils reste attaché le flagelle de la cellule-mère ; à partir de l'autre pousse un nouveau flagelle. La division nucléaire, qui paraît être ici une promitose, ou une mésomitose, comporte, semble-t-il, des centrosomes, disposés aux pôles du fuseau. Or, entre ces centrosomes et les mastigosomes, on n'aperçoit pas qu'il existe un rapport quelconque : les uns et les autres évoluent, pendant tout le cycle vital, dans la plus complète indépendance apparente.

* * *

De tous les faits que l'on vient d'exposer se dégagent des conclusions importantes relatives à la signification et au rôle des éléments découverts par Flemming et van Beneden, puis appelés centrosomes par Boveri.

Le rôle de ces éléments dans la mitose, rôle seul aperçu par les premiers observateurs, paraît maintenant être essentiellement facultatif. Chez les plantes supérieures, dont le cycle évolutif s'achève sans que jamais se forme un élément flagellé, le centrosome n'existe à aucun moment, tandis que chez celles possédant des spermatozoïdes à flagelles, ce corpuscule apparaît juste à temps pour entrer dans l'édifice de la cellule mobile. Chez tous les Protistes flagellés, enfin, le centrosome et ses dérivés sont des éléments toujours présents et souvent très développés.

On ne saurait attribuer à de telles considérations une valeur absolue ; il ne faut, par exemple, pas méconnaître que, dans le Règne animal, toutes les mitoses s'accomplissent, même dans les cellules les plus dépourvues de mobilité, avec le concours de centrosomes. Il semble qu'on n'en soit pas moins fondé à admettre que le rôle essentiel du centrosome est de fonctionner comme appareil cinétique ; comme l'a très justement écrit Chatton (1930), le terme centrosome, consacré par l'habitude, est moins exact que ne le serait celui de *cinétosome*. A la notion du centrosome s'est, d'ailleurs, substituée celle, créée par Chatton, de la cinétide, cet appareil cinéto-flagellaire de complexité variable, très grande dans les cellules toujours mobiles des Protistes, apparemment beaucoup moindre dans les gamètes flagellés des Végétaux, cellules dont les mouvements sont très limités dans l'espace et dans le temps. Quelle que soit la complexité de la cinétide, sa réalité en tant que système cinéto-flagellaire est toujours reconnaissable et Chatton a réussi à interpréter, au moyen de cette notion, les systèmes flagellaires les plus compliqués tels que ceux des Infusoires ou des cellules ciliées des Métazoaires. L'interprétation défendue par Belajeff, Ikeno, Guignard, Chamberlain, Henneguy, a donc définitivement prévalu contre celle que soutenaient Webber et Strasburger.

CHAPITRE VI

LES VACUOLES ET AUTRES FORMATIONS PARAPLASMIQUES ÉLABORÉES DANS LE CYTOPLASMA

On envisagera successivement dans ce chapitre les vacuoles, éléments paraplasmiques dont la présence est *constante* dans tout protoplasma et dont le rôle physiologique est à coup sûr essentiel, puis les autres éléments du paraplasma, éléments dont l'existence est plus ou moins contingente.

LES VACUOLES

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES VACUOLES

On désigne sous le nom de vacuoles des gouttes aqueuses suspendues dans le cytoplasme. Jusque dans ces dernières années, les vacuoles paraissaient propres aux cellules végétales : elles étaient peu connues dans les cellules animales et, en dehors des Protozoaires, on ne les avait signalées que dans de très rares cellules, où on les considérait comme des formations purement transitoires. Bottazzi a même nié l'existence des vacuoles dans les cellules animales ; selon lui, les vacuoles ne se rencontreraient que dans les Protozoaires et les cellules végétales, c'est-à-dire dans les cellules qui ne sont pas plongées, comme celles des Métazoaires, dans un milieu intérieur liquide, de constitution voisine de la leur ; elles trouveraient leur raison d'être dans le fait qu'elles réalisent le milieu intérieur qui manque à ces cellules. Nous verrons bientôt que de récents travaux ont démontré, au contraire, la présence constante de vacuoles dans les cellules animales. Toutefois, il reste incontestable que, le plus souvent, ces vacuoles n'acquièrent pas le développement important qu'elles offrent dans les cellules végétales.

Les cellules végétales renferment, en effet, de très grosses vacuoles, faciles à observer dans toutes les cellules adultes et depuis longtemps connues. Ces vacuoles sont constituées par un liquide aqueux, appelé *suc vacuolaire*, qui renferme toujours en solution des cristalloïdes divers (sels

minéraux, sucres, acides organiques). Elles servent de lieu d'accumulation à un grand nombre de produits du métabolisme, produits qui seront ensuite repris par le cytoplasme, ou produits de déchets qui seront excrétés (protéides, glucides, tanoïdes et autres composés phénoliques, pigments anthocyaniques, héterosides, alcaloïdes, oxalate de calcium, diastases, etc.).

On sait, depuis longtemps, que les vacuoles apparaissent, dans les cellules jeunes, au nombre de plusieurs petites vacuoles, disséminées dans le cytoplasme ; celles-ci grossissent, puis se fusionnent les unes aux autres, pour ne plus constituer, dans les cellules adultes, qu'une unique vacuole, énorme, occupant presque toute la cellule ; le noyau se trouve alors repoussé à la périphérie de la cellule et le cytoplasme réduit à une mince couche pariétale. Cette vacuole est, le plus souvent, traversée par de minces trabécules cytoplasmiques partant du noyau. Les anciens cytologistes, n'ayant pu mettre en évidence la présence de vacuoles dans les cellules embryonnaires, admettaient que celles-ci y faisaient défaut, et que les vacuoles se formaient *de novo*, au cours de la différenciation cellulaire (Sachs).

THÉORIE DE DE VRIES

Les beaux travaux du botaniste hollandais Hugo de Vries ont fait ressortir le rôle essentiel des vacuoles dans les phénomènes osmotiques de la cellule végétale. D'après ce savant, les vacuoles seraient entourées par une membrane hémiperméable et joueraient le rôle de petits osmomètres. Grâce aux substances cristalloïdes qu'il renferme en dissolution, le suc vacuolaire a une concentration toujours plus élevée que les liquides qui baignent les cellules ; il est donc hypertonique par rapport aux liquides ambiants, ce qui détermine la turgescence nécessaire à la vie des cellules. Les cellules ont, d'ailleurs, le moyen de régler la concentration de leur suc vacuolaire, et, lorsque celle-ci est insuffisante, elles peuvent l'augmenter (cf. p. 440) par la dislocation moléculaire des substances de réserve contenues dans leurs vacuoles (diholosides, par exemple) ou dans leur cytoplasme (amidon). Inversement, elles peuvent la diminuer par polymérisation des substances contenues dans leurs vacuoles ou par formation dans celles-ci de composés insolubles.

A la suite de ses recherches, de Vries a été conduit à admettre que les vacuoles ne constitueraient ni de simples formations transitoires, ni de simples poches d'eau, mais des organites différenciés et permanents de la cellule. Selon ce savant, les vacuoles seraient enveloppées par une membrane protéique différenciée, semi-perméable, et douée de la fonction sécrétrice, désignée sous le nom de *tonoplasme*. Ce serait elle qui sécrèterait les substances très diverses qui se trouvent dans le suc vacuolaire. De Vries appuie cette opinion, à la fois sur la nécessité d'une membrane hémiperméable pour expliquer le phénomène d'osmose et sur certains faits observés par lui au cours de la plasmolyse. C'est ainsi qu'en plasmolysant certaines cellules par une solution à 10 % de nitrate de po-

tasse, additionnée d'éosine, DE VRIES obtint une forte plasmolyse qui détermina vite la mort des cellules : celle-ci se manifestait d'abord par le fait que le cytoplasme devenait perméable et se colorait par l'éosine ; ensuite, le cytoplasme se désorganisait et laissait en liberté, dans la cavité cellulaire, la vacuole qui se conservait quelque temps avec une membrane tendue et se montrait imperméable pour l'éosine. C'est le phénomène désigné par DE VRIES sous le nom *d'isolement de la vacuole* et qui d'ailleurs a été vérifié par les observations de TSWETT, GUILLIERMOND, KÜSTER, GICKLHORN et WEBER.

Un des élèves de DE VRIES, WENT, a constaté, d'autre part, dans toutes les cellules embryonnaires, l'existence de petites vacuoles se multipliant par étranglement, ce qui semblerait prouver que les vacuoles ne naissent pas *de novo*, mais conservent leur individualité, au cours du développement, et résultent toujours de la divisoin de vacuoles préexistantes. Ces faits ont amené DE VRIES à rapprocher les vacuoles des plastes et à les regarder comme des sortes de plastes liquides qu'il a désignés sous le nom de *tonoplastes*. Cette conception a été admise par VAN TIEGHEM qui a substitué le terme d'*hydroleucites* à celui de *tonoplastes*.

Cependant, cette théorie n'était pas appuyée sur des bases solides, car il n'a jamais été possible de mettre en évidence la membrane vacuolaire au moyen de colorants ; d'autre part, il est difficile d'observer les vacuoles dans les cellules embryonnaires et, par conséquent, de démontrer qu'elles ne se forment pas *de novo*. Aussi la théorie de DE VRIES et WENT fut-elle contestée par certains botanistes, tels que PFEFFER, qui montra qu'on peut obtenir expérimentalement la formation *de novo* de vacuoles, dans des régions du cytoplasme qui en sont dépourvues. En plaçant un plasmode de *Chondrioderma difforme*, d'abord dans une solution saturée d'asparagine, puis dans de l'eau pure, ce savant a constaté que les cristaux d'asparagine ingérés par le plasmode se dissolvent au contact de l'eau, et constituent ainsi de petites vacuoles néoformées, possédant une pression osmotique et identiques aux vacuoles préexistantes, avec lesquelles elles peuvent se fusionner. Aussi PFEFFER considère-t-il les vacuoles comme des formations transitoires dues à de simples différences locales d'imbibition dans le cytoplasme.

Quant à la membrane périvacuolaire (*tonoplasme* de DE VRIES), on tend à admettre, avec PFEFFER, qu'elle résulterait simplement d'une modification locale du cytoplasme : celui-ci, au contact du suc vacuolaire auquel il n'est pas miscible, modifierait légèrement sa constitution, comme il le fait à sa périphérie ; il resserrerait ses micelles, prendrait le caractère d'une gelée beaucoup plus visqueuse. En même temps, certains constituants chimiques du cytoplasme pourraient se concentrer dans cette région qui se spécialiserait ainsi, non seulement par sa structure physique, mais aussi par sa constitution chimique. Certains auteurs ont pensé notamment que cette couche limitante pourrait être plus riche en lipoïdes que le reste du cytoplasme (LLOYD et SCARTH). La composition de cette membrane semble pouvoir différer, d'ailleurs, selon la nature du contenu

de la vacuole. C'est ainsi que Pfeffer, Sachs et Klercker ont constaté la rigidité de la paroi des vacuoles qui renferment des tanoïdes et l'ont expliqué par une précipitation des protéides du cytoplasme au contact de la vacuole (1). D'après Mlle Herszlik, qui a repris cette étude dans les vacuoles à tannin des plantules de Haricot, cette paroi montrerait la réaction des composés pectiques, ce qui confirmerait les vues de certains auteurs qui admettent que les tanoïdes sont souvent intimement unis, dans les vacuoles, à des substances mucilagineuses (Lloyd, Clark, Michel-Durand).

Des expériences récemment réalisées par Frey sur les Algues du genre *Closterium* tendent à montrer que la membrane vacuolaire offre une consistance visqueuse. Les vacuoles de ces Algues renferment des cristaux de sulfate de calcium que l'on peut faire tomber dans le sens de la pesanteur, en inclinant la platine du microscope. On constate que ceux-ci demeurent quelques instants collés à la paroi avant de tomber, et que quelques-uns même restent adhérents à cette paroi et glissent le long de cette dernière, en restant en contact avec elle, retenus par sa viscosité.

On voit donc, en résumé, que la paroi vacuolaire serait une membrane physique due à une modification du cytoplasme au contact du suc vacuolaire et dont la composition chimique pourrait d'ailleurs varier avec celle du contenu vacuolaire. La présence d'une telle membrane suffit, semble-t-il, à expliquer le phénomène d'isolement de la vacuole observé par de Vries. D'ailleurs, l'extrême instabilité des vacuoles, qui peuvent alternativement se fusionner et se fragmenter, comme nous le verrons plus loin, n'est guère conciliable avec l'existence d'une membrane au sens de de Vries. On donne généralement à cette membrane le nom de *pellicule endoplasmique* pour la distinguer de la *pellicule ectoplasmique*, de même nature, qui limite la surface externe du cytoplasme.

CONCEPTIONS ACTUELLES SUR LES VACUOLES

Présence de substances colloïdales dans les vacuoles et coloration vitale des vacuoles

La question de l'origine des vacuoles est restée en suspens pendant très longtemps parce qu'il est difficile, sinon impossible d'observer les vacuoles dans les cellules embryonnaires vivantes et que les coupes fixées et colorées ne permettent généralement pas de les conserver ou ne les font apparaître que sous forme de lacunes se détachant mal dans le cytoplasme très légèrement coloré. Cette question n'a fait de rapides progrès que dans ces dernières années, grâce à l'emploi des colorants vitaux.

On sait, depuis longtemps, qu'il existe des colorants, dits *vitaux* (bleus de méthylène, de crésyl, de toluidine, de Nil, rouge neutre), qui ont la propriété

1. Cette rigidité de la paroi des vacuoles tannifères n'est pas un fait général : chez les Spirogyres, en effet, les vacuoles sont riches en tanoïdes ; cependant le cytoplasme n'est certainement pas limité, du côté de la vacuole, par une paroi rigide ; il ne cesse, en effet, de se déformer, envoyant dans le suc vacuolaire des pseudopodes aux contours constamment changeants.

té de pénétrer dans les cellules vivantes et de colorer certaines enclaves du cytoplasme. Cette propriété a été constatée, simultanément, pour la première fois, sur les Infusoires, dans des recherches déjà très anciennes de Brandt, Certes et Henneguy (1881). Mais, elle ne fut précisée que par Pfeffer qui, dès 1886, consacra un important travail à cette question. Ce savant constata que le bleu de méthylène, employé à une concentration de 1 ‰, pénètre dans les cellules de diverses plantes (*Azolla*, *Spirogyra*, *Lemna*), mais ne colore que les vacuoles. Le bleu de méthylène s'accumule dans celles-ci et y détermine la production de précipités, colorés en bleu foncé, qui résultent d'une floculation des tanoïdes contenus dans le suc vacuolaire et avec lesquels le colorant entre en combinaison chimique. Pfeffer a insisté sur la remarquable propriété qu'ont les vacuoles d'accumuler le colorant et de prendre très rapidement une coloration beaucoup plus intense que celle de la solution elle-même : le colorant devient donc plus concentré dans la vacuole que dans la solution. Le même auteur constata, en même temps, que des larves d'Amphibiens placées dans une solution semblable de bleu de méthylène prennent une teinte bleue qui disparaît lorsqu'on les replace dans l'eau pure. Cette teinte est due, non à la coloration du cytoplasme lui-même, mais à celles de certaines granulations renfermées dans ce dernier. Cette propriété du bleu de méthylène et d'autres colorants de pénétrer dans les cellules vivantes fut ensuite l'objet d'une série de travaux de Ehrlich, Heidenhain, Hertwig, Fischel, Arnold etc., chez les Animaux et Lauterborn, Crato, Raciborski et Schilling, etc., dans les cellules végétales.

Dans ses recherches cytologiques sur les Levures (1902), Guilliermond démontra que le corps considéré alors comme représentant le noyau de ces Champignons n'est autre chose qu'une vacuole renfermant, dans son intérieur, des granulations, réfringentes et agitées de mouvements browniens, qui ont la propriété de fixer les colorants vitaux (bleu de méthylène, rouge neutre) (fig. 153). Ces corpuscules peuvent être facilement fixés par l'alcool ou le formol et prennent ensuite, avec avidité, les colorants basiques d'aniline bleus et l'hématéine qui leur confèrent une teinte rouge, phénomène de virage auquel on donne le nom de *métachromasie*. Guilliermond a pu identifier ces corps, qu'il considère comme des produits de réserve, à des corpuscules décrits, en 1887, par Babès, dans diverses espèces de Bactéries, notamment dans le Bacille de Löffler, et désignés sous le nom de *corpuscules métachromatiques*, en raison de leur métachromasie. Il a constaté, en même temps, la présence, en grande abondance, de ces mêmes corpuscules, dans les vacuoles des Champignons les plus divers et dans celles d'un certain nombre d'Algues.

Ce même auteur a constaté plus tard (1906-1908) que les vacuoles provenant de la dissolution des grains d'aleurone, au début de la germination des graines ont également la propriété d'accumuler le rouge neutre : leur suc vacuolaire prend une teinte diffuse et contient de nombreux corpuscules fortement colorés, qui paraissent résulter de la précipitation des protéides dissous dans le suc vacuolaire. Ceux-ci, pendant l'observation, se gonflent

peu à peu et se fusionnent en une seule masse qui vient s'accoler sur le bord de la vacuole. Mais ce ne sont là que des observations isolées et c'est à P. A.

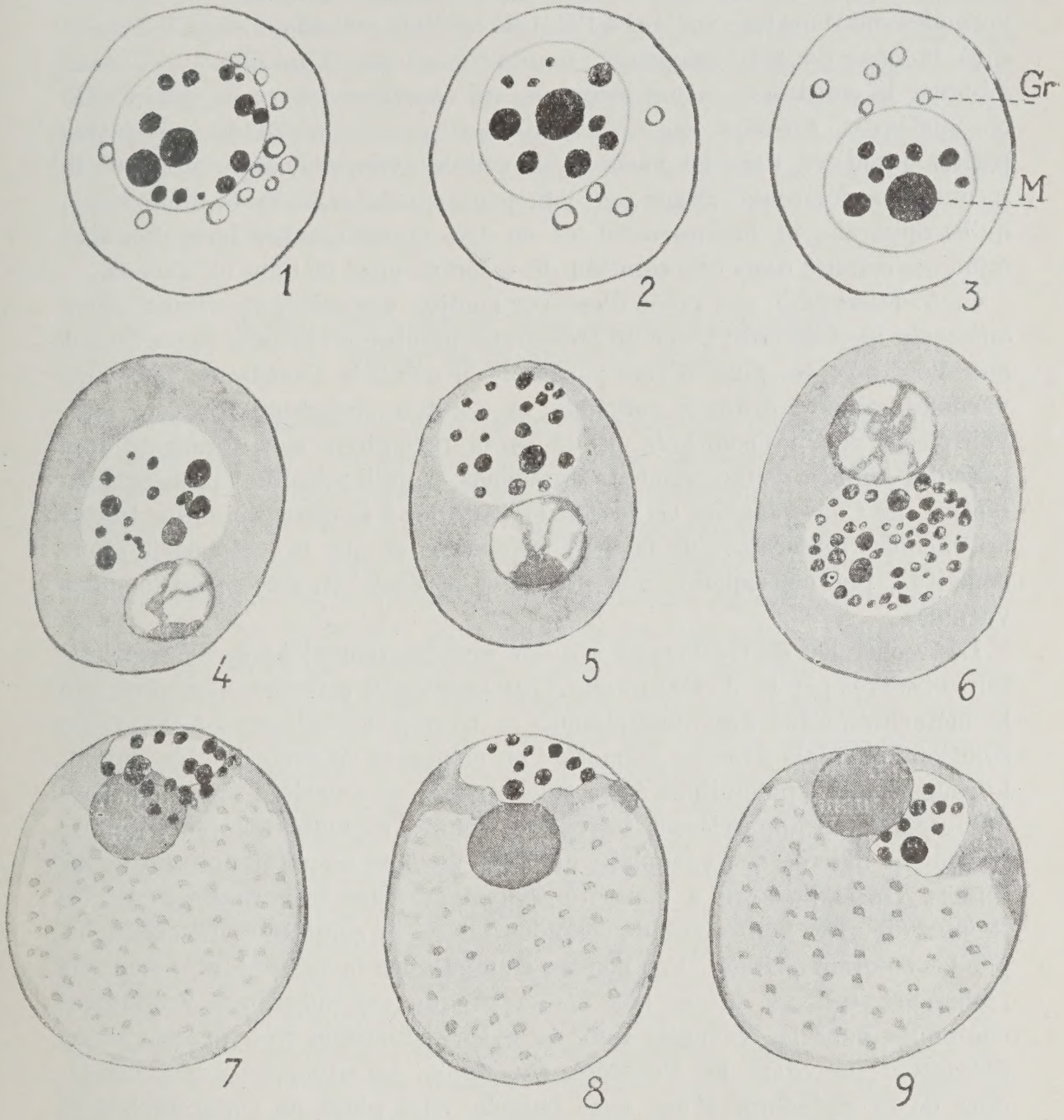


FIG. 153. — Cellules de *Saccharomyces cerevisiae*. — 1 à 3, après coloration vitale par le rouge neutre : *Gr.*, granulations lipoïdiques ; *M*, corpuscules métachromatiques colorés par le rouge neutre. — 4 à 6, cellules fixées par le liquide de Bouin et colorées par l'hématéine ; on y voit le noyau, avec sa structure propre, et, à côté du noyau, la vacuole pourvue de corpuscules métachromatiques, intensément teints (en rouge vineux). — 7 à 9, cellules plus âgées, traitées de la même manière ; le noyau et la vacuole sont repoussés vers la périphérie par l'accumulation de glycogène dans la cellule (ce glycogène paraît localisé dans une sorte de vacuole à contenu dense, marquée de petites granulations à peine colorées).

DANGEARD que l'on doit d'avoir établi que la coloration vitale des vacuoles est une propriété générale de toutes les cellules végétales.

Reprenant les travaux de GUILLIERMOND sur les corpuscules métachro-

matiques des Champignons et des Algues, ce savant a démontré que ces corps ne sont, le plus souvent, que le produit de la précipitation, sous l'influence des colorants vitaux et des fixateurs, d'une substance se trouvant normalement dans les vacuoles à l'état de solution colloïdale et qu'il désigne sous le nom de *métachromatine*, nom proposé par GUILLIERMOND pour désigner la substance encore inconnue qui constitue les corpuscules métachromatiques. En effet, ces corps n'existent pas, ou n'existent qu'en très petites quantités, dans les vacuoles de cellules vivantes, observées sans le secours des colorants vitaux, et l'on peut constater, sous le microscope, qu'ils apparaissent brusquement et en très grand nombre lorsqu'on examine ces cellules dans une solution de colorant vital ou dans un fixateur.

P. A. DANGEARD eut l'idée d'essayer l'action des colorants vitaux, entre autres du bleu de crésyl, sur un très grand nombre de cellules appartenant aux Végétaux les plus divers ; partout, il constata l'existence, dans les vacuoles, d'une substance colloïdale en solution, possédant un fort pouvoir électif pour les colorants vitaux qui la précipitent sous forme de corpuscules animés de mouvements browniens, et qu'il assimile à la métachromatine des Champignons. Ce savant arriva donc à la conclusion que toutes les vacuoles renferment de la métachromatine et que la coloration vitale constitue, par conséquent, une propriété générale et caractéristique des vacuoles.

Les recherches de GUILLIERMOND ont, immédiatement après, confirmé les faits observés par P. A. DANGEARD. GUILLIERMOND a reconnu, en effet, que la métachromatine des Champignons se trouve normalement à l'état de solution colloïdale dans les vacuoles : les colorants vitaux et, entre autres, le rouge neutre, précipitent cette substance de sa solution, sous forme de corpuscules qui apparaissent fortement colorés et agités de mouvements browniens dans le suc vacuolaire qui reste incolore ou prend une teinte rose diffuse. GUILLIERMOND a constaté également, dans les cellules végétales les plus diverses, la présence de colloïdes à l'état de solution et précipitables par les colorants vitaux. Par contre, comme nous le verrons plus loin, les recherches de cet auteur ont démontré que ces substances colloïdales contenues dans les vacuoles sont de nature chimique très diverse et ne présentent pas, dans les Végétaux supérieurs, les propriétés caractéristiques de la métachromatine, avec laquelle elles n'ont de commun que le pouvoir de fixer les colorants vitaux.

Il est donc bien établi que le pouvoir électif des vacuoles pour les colorants vitaux est une propriété générale et caractéristique des vacuoles, mais que celle-ci est due, non à la présence, dans les vacuoles, d'une substance déterminée correspondant à la métachromatine, mais de substances colloïdales dont la nature peut varier du tout au tout suivant les espèces.

La présence de colloïdes dans les vacuoles a été confirmée par une autre méthode. C'est ainsi que certains auteurs (WEBER, FREY) ont essayé de déterminer le degré de viscosité du suc vacuolaire en observant la rapidité avec laquelle certains corps solides contenus dans les vacuoles (cristaux d'oxalate ou de sulfate de calcium) tombent, dans le liquide, lorsqu'on

incline le microscope. Frey a employé pour cela les cellules de *Closterium* qui, nous l'avons dit, renferment à leurs deux extrémités une petite vacuole remplie de cristaux de sulfate de calcium. Il a pu montrer, par cette méthode, que la viscosité du suc vacuolaire, à 18°, est environ deux fois plus grande que celle de l'eau. Cette viscosité augmente d'une manière considérable dans les cellules mortes. Si, par exemple on tue les cellules de *Closterium* par de l'alcool, les cristaux sont bloqués et il devient impossible d'obtenir leur chute ; ceci ne peut s'expliquer que par le fait que la vacuole renferme des colloïdes qui sont coagulés par l'alcool et qui englobent les cristaux et les immobilisent.

Action des colorants dans les cellules vivantes Valeur de la coloration vitale

La présence générale, dans les vacuoles, de colloïdes doués d'un fort pouvoir électif vis-à-vis des colorants vitaux étant démontrée, il restait à préciser l'action de ces colorants sur les cellules. Les colorants vitaux s'accumulent-ils exclusivement dans les vacuoles, constituent-ils un réactif spécifique de celles-ci ? (opinion soutenue par Pierre Dangeard) ; ou peuvent-ils colorer d'autres inclusions cytoplasmiques susceptibles d'être confondues avec les vacuoles ? enfin n'ont-ils pas une action nocive sur les cellules, ne sont-ils pas susceptibles de faire naître des vacuoles là où elles n'existent pas ? La question était d'autant plus importante que, comme nous le verrons dans la suite, les vacuoles des cellules embryonnaires se présentent toujours sous forme de minuscules éléments, à contenu colloïdal très condensé, et qui, le plus souvent, ne peuvent être décelés qu'à l'aide des colorants vitaux. D'autre part, la question de la valeur de la coloration vitale était très discutée pour ce qui concerne les cellules animales. Avant, les travaux de P. A. Dangeard et de Guilliermond, de nombreuses observations avaient été effectuées sur la coloration vitale des cellules animales (1) et avaient révélé l'existence, dans beaucoup de cellules, de grains colorables vitalement, notamment par le rouge neutre. Pour les uns, ces granulations représentaient des grains de sécrétion, tandis que, pour les autres, ce n'étaient que des produits artificiels, dus à l'action du colorant vital sur le cytoplasme, opinion d'autant plus soutenable que, dans beaucoup de cas, ces grains ne peuvent être retrouvés dans les coupes fixées et colorées. Les travaux de Parat ont montré, à la suite de ceux de P. A. Dangeard et de Guilliermond, que ces grains sont assimilables aux vacuoles des cellules végétales ; mais cette interprétation a provoqué de nombreuses objections.

Les travaux récents de Guilliermond ont beaucoup contribué à résoudre cette importante question, par une série d'expériences que nous allons résumer, avant d'étudier l'origine et l'évolution des vacuoles.

1. On décrivait souvent ces grains sous le nom de *granula* (Arnold) et on les assimilait à tort aux bioblastes d'Altmann. J. Renaut, cependant, avait montré que ces grains sont souvent inclus dans de petites vacuoles et la formation de ces grains était considérée par ce savant comme un mode spécial de sécrétion (sécrétion *rhagiocrine*).

Cet auteur a montré qu'il y a lieu de distinguer, parmi les colorants vitaux des cellules végétales, en dehors du bleu d'indophénol qui colore vitalement les graisses et les essences (Mangenot et Zweibaum), deux sortes de colorants vitaux : 1° les colorants qui, comme le vert Janus et les violets de Dahlia et de méthyle, se fixent ordinairement sur le chondriome et accidentellement seulement sur les vacuoles, 2° les colorants, plus nombreux (rouge neutre, bleu de toluidine, de méthylène, de crésyl et de Nil), qui ne colorent pas le chondriome et s'accumulent seulement dans les vacuoles. Les premiers sont, comme on l'a vu, des colorants très toxiques et ne colorent les chondriosomes que dans les phases qui précèdent la mort des cellules ; ils produisent des colorations pouvant être qualifiées de *sublé-thales*. Les seconds, et en particulier le rouge neutre qui, pour de nombreuses cellules, est le moins toxique et celui qui pénètre le plus facilement, peuvent colorer certaines graisses, d'ailleurs rares, renfermant des acides gras à l'état de liberté ; mais, presque toujours, ils ne se fixent que sur les vacuoles. La coloration qu'ils produisent est donc, sauf de rares exceptions, strictement limitée aux vacuoles. De plus, elle est essentiellement vitale, car elle ne s'effectue, comme nous allons le voir, que pendant la vie des cellules.

Guilliermond a cherché à préciser le mécanisme de cette coloration. Les vacuoles, comme on le montrera plus loin, se présentent, selon l'état de développement des cellules, sous deux formes différentes. Elles peuvent être très petites et renfermer des colloïdes à l'état de solution très condensée, ou bien très grosses et formées par une solution colloïdale très diluée. Les colorants vitaux agissent différemment sur ces deux formes de vacuoles.

Ils ne provoquent aucune précipitation dans les petites vacuoles à contenu colloïdal très condensé et leur confèrent une coloration homogène et très accentuée. Ces petites vacuoles ne sont généralement pas visibles sans le concours des colorants vitaux. Il y a cependant des cas où elles apparaissent très distinctement, grâce à un pigment anthocyanique qu'elles renferment et qui les colore naturellement. Or, dans ce dernier cas, elles se présentent exactement avec les mêmes formes que celles que l'on obtient par le rouge neutre lorsque les vacuoles ne sont pas visibles sans coloration. Cela prouve donc que le colorant vital n'altère pas la forme des vacuoles.

Les grosses vacuoles à contenu colloïdal très dilué sont, au contraire, presque toujours visibles sans coloration vitale et l'on a pu déterminer, avec une grande précision, l'action du rouge neutre sur celles-ci. Guilliermond a choisi pour cela, comme objet d'étude, le *Saccharomycodes Ludwigii*, dont les cellules renferment généralement une seule grosse vacuole bien distincte. Si l'on place des cellules de cette Levure dans une goutte de solution de rouge neutre, en chambre humide, et si l'on suit la coloration sous le microscope, on constate la production immédiate, dans la vacuole, d'un plus ou moins grand nombre de petites granulations fortement colorées et agitées de mouvement browniens (fig. 154, A, *a*) ; il arrive parfois que, entraînés contre la paroi de la vacuole, ces granulations franchissent celle-ci

et viennent se déposer (fig. 155, *a*, *b*, *c*) dans le cytoplasme périvacuolaire (1), phénomène qui se produit également sous l'influence de la fixation et peut amener des erreurs d'interprétation. Il est curieux de constater que cette précipitation se produit même lorsque l'on emploie des solutions de rouge neutre tellement diluées que leur couleur est à peine discernable. Il peut être provoqué accidentellement lorsqu'on manipule des cellules vivantes avec des instruments malpropres sur lesquels se sont dé-

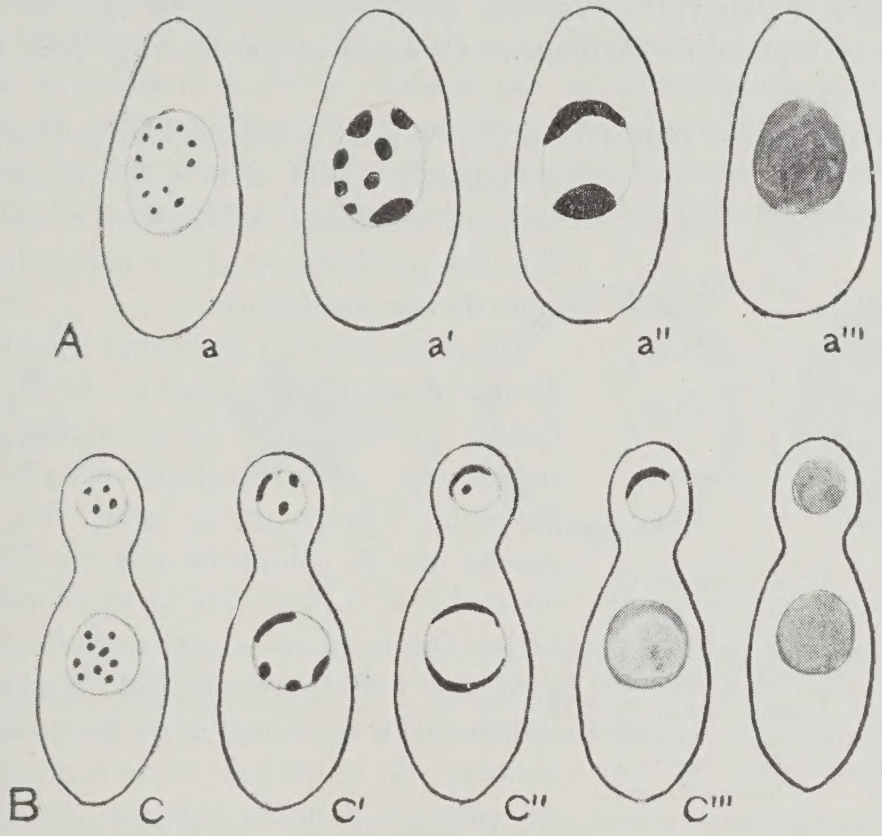


FIG. 154. — Phases successives de la coloration de la vacuole, par le rouge neutre, chez *Saccharomycodes Ludwigii*. — A *a*, formation de corpuscules agités de mouvements browniens. — A *a'*, les corpuscules se sont fusionnés et tendent à s'accoler au bord de la vacuole. — A *a''*, ce phénomène s'accentue. — A *a'''*, les corpuscules sont dissous et la vacuole a pris une teinte homogène. — B*c*, B*c'*, B*c''*, B*c'''*, B*c''''*, même suite de phénomènes exprimée par des aspects un peu différents.

posés d'imperceptibles traces de rouge neutre. Cette réaction est donc très sensible et les colloïdes vacuolaires fixent avec une grande avidité le colorant. Si la solution de rouge neutre est très diluée, le phénomène s'arrête là.

Si, au contraire, elle est plus concentrée (2 cgr. % par exemple), on constate que les petites granulations formées dans la vacuole se fusionnent les unes aux autres (fig. 154, A, *a'*, *a''*) en un petit nombre de gros corpuscules (souvent un seul). Cette confluence des granulations est souvent

1. Ce phénomène, qui se produit également pendant la fixation, a été cause de multiples erreurs et c'est ainsi que certains auteurs ont été amenés à admettre que les corpuscules métachromatiques des Champignons sont localisés dans le cytoplasme, autour de la vacuole et non dans celle-ci. Le même phénomène a été cause aussi que l'on a attribué à ces mêmes corpuscules une origine nucléaire ou qu'on a pensé, parfois, qu'ils prenaient naissance dans les chloroplastes.

précédée d'une phase où celles-ci s'assemblent en chaînettes, en réseaux ou en masses muriformes. Très rapidement, les gros corpuscules viennent s'accoler contre la paroi de la vacuole où ils prennent la forme de croissant, épousant le contour de cette paroi et faisant souvent hernie dans le cytoplasme. Au bout d'un certain temps, les croissants ainsi formés diminuent de volume, souvent (s'ils sont au nombre de plusieurs, dans une même vacuole) après s'être réunis en un anneau entourant cette dernière (fig. 154, B, *c'*, *c''*), tandis que le suc vacuolaire tout entier prend une teinte diffuse ; enfin, on les voit s'évanouir complètement et la vacuole apparaît bientôt avec une teinte homogène et assez accentuée (fig. 154, A, *a'''* et 154. B, *c'''* et *c''''*).

Ces phénomènes se réduisent donc, en gros, à une floculation des colloïdes vacuolaires suivie, si le colorant est en solution suffisamment concentrée, d'une dissolution des précipités et d'une coloration homogène du suc vacuolaire.

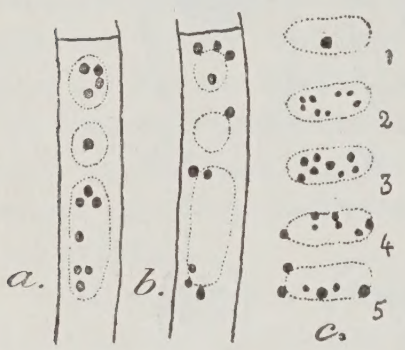


FIG. 155. — Deux phases de la coloration d'un filament d'*Oidium lactis* par le rouge neutre. — *a*, début du phénomène. — *b*, les corpuscules métachromatiques formés sous l'action du colorant sont expulsés hors des vacuoles. — *c*, phases successives de la coloration d'une vacuole du même Champignon par le rouge neutre : 1, début de la précipitation de la métachromatine ; 2 à 3, les corpuscules deviennent de plus en plus nombreux ; 5, quelques-uns sont expulsés au dehors de la vacuole (d'après GUILLIERMOND, 1929).

Ces phénomènes s'effectuent avec une assez grande régularité, et dans les objets les plus divers (fig. 155, *a*, *b*, *c*), mais plus ou moins rapidement selon les cellules et avec quelques variations. Souvent, en effet, les diverses phases de la coloration s'enchevêtrent plus ou moins et il peut arriver aussi que la coloration totale de ces vacuoles s'effectue d'emblée. Ces variations paraissent sous la dépendance de la teneur plus ou moins grande en colloïdes de la vacuole et de la concentration du colorant dans la solution. Quand la vacuole est pauvre en colloïdes, il ne se forme généralement pas de précipités et le suc vacuolaire prend seulement une teinte diffuse. Inversement, lorsque la solution de rouge neutre est très condensée, la vacuole peut se colorer d'une manière homogène et assez intense, sans précipitation.

Les autres colorants vitaux des vacuoles (bleus de crésyl, de méthylène, de toluidine et de Nil) fournissent des résultats semblables, mais pénètrent moins rapidement dans les cellules et sont, en général, beaucoup plus toxiques.

Les processus de coloration des vacuoles dans les cellules des Phanérogames paraissent s'effectuer, selon le même schéma ; toutefois, il est plus difficile de suivre, dans ces cellules, les diverses étapes de la coloration.

Quel est maintenant le mécanisme de cette coloration ? Il est curieux de rapprocher les phénomènes que nous venons d'observer de ceux qui ont été décrits par VON MÖLLENDORF dans les cellules animales. Dans une importante contribution à l'étude de la coloration vitale, ce savant a mon-

tré que les colorants vitaux acides (1) déterminent, dans le cytoplasme, la production de précipités artificiels, tandis que les colorants basiques tels que ceux des vacuoles, ne se fixent que sur des granules préexistant dans le cytoplasme qui paraissent formés par des colloïdes fluides et acides et qui, d'après les recherches récentes de PARAT, correspondraient à des vacuoles. En colorant des cellules, d'abord par un colorant acide, puis par un colorant basique, tel que le rouge neutre, VON MÖLLENDORF a constaté que le colorant basique détermine, dans les granules artificiels produits par le colorant acide, la formation de précipités qui ont une tendance à se fusionner; puis, si le colorant basique se trouve en excès sur le colorant acide, ils finissent par se dissoudre dans le granulum acide. Or, en colorant directement, par le rouge neutre, les cellules du protonephros des têtards de Batraciens, VON MÖLLENDORF a observé la production de phénomènes semblables sur des granula préformés dans ces cel-

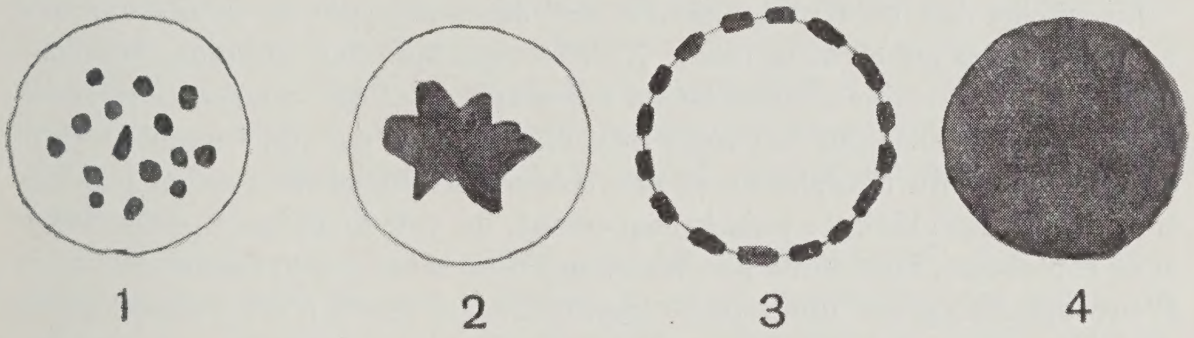


FIG. 156. — Schéma de VON MÖLLENDORF. — 1, Granula formés dans le cytoplasme d'une cellule animale par un colorant acide, et dans lequel un colorant basique a formé des précipités. — 2, fusion de ces précipités. — 3, Dépôt des précipités sur le bord de la vacuole. — 4, Dissolution des précipités (d'après VON MÖLLENDORF).

lules. Ces phénomènes rappellent beaucoup ceux que nous venons de décrire dans les vacuoles des cellules végétales, comme le montre le schéma de VON MÖLLENDORF que nous reproduisons ici (fig. 156). Pour expliquer ces phénomènes, VON MÖLLENDORF, reprenant une théorie formulée par DE BEAUCHAMP, suppose que les colorants basiques pénètrent dans le cytoplasme, grâce aux lipoïdes qu'ils renferment et dans lesquels ils sont solubles, puis ils viennent s'accumuler dans les granula acides préformés ou produits par l'introduction d'un colorant acide. Là, le mélange des colloïdes de signes contraires déterminerait la production de précipités ; puis, lorsque le colorant basique se trouve en excès sur le colloïde acide, il lui communiquerait sa charge, ce qui provoquerait la dissolution des précipités.

Il semble légitime d'appliquer ce raisonnement à la coloration vitale des cellules végétales. On pourrait admettre que les colorants basiques, pénètrant dans le cytoplasme, seraient réduits par celui-ci (PARAT), c'est-à-dire transformés en un leucodérivé moins oxygéné; le leucodérivé s'accumulerait ensuite dans la vacuole, serait adsorbé par les colloïdes vacuolaires et y serait réoxydé. La vacuole étant généralement acide, le colorant basique provo-

1. Ces colorants ne paraissent pas pénétrer dans les cellules végétales.

querait, suivant le schéma de von Möllendorf, la précipitation des colloïdes vacuolaires de signe contraire, puis le colorant, se trouvant en excès sur les colloïdes vacuolaires, leur communiquerait sa charge, amenant ainsi la dissolution des précipités et la coloration totale de la vacuole. Cette explication est, dans l'ensemble, valable pour le rouge neutre, sauf que l'on ne peut admettre la réduction de ce colorant par le cytoplasme, son potentiel d'oxydo-réduction (r $H^2 = 2{,}5$ à pH = 7) étant trop bas pour que ce phénomène soit réalisable au niveau d'une cellule vivante (Cf. p. 421); il faut trouver une autre interprétation : Parat suppose que le colorant traverse le cytoplasme en lui communiquant une teinte diffuse, très fugace, qu'on a parfois observée, et à laquelle on a donné le nom de coloration diffuse primaire Mais, comme on l'a déjà signalé plus haut (Cf. p. 42), la raison de l'absence de coloration visible du cytoplasme paraît résider dans ce fait que les colorants vitaux ne s'y trouvent qu'en très faible concentration.

Les recherches de Guilliermond ont démontré que la coloration des vacuoles est *essentiellement vitale*. En effet, quoique peu toxique, le rouge neutre, à une certaine concentration (au-dessus de 2 cgr. %), peut entraîner la mort des cellules des Levures ; celle-ci s'annonce par une augmentation de réfringence du cytoplasme et une coloration diffuse de celui-ci (coloration diffuse secondaire) ; puis, brusquement, on voit la vacuole se décolorer et se contracter, sans doute par désorganisation de sa paroi, tandis que tout le protoplasme prend une teinte rouge-foncé. La mort n'est jamais précédée de la formation dans le cytoplasme d'aucune granulation colorable, produite sous l'influence du colorant (1). Elle est, de plus, toujours accompagnée d'une décoloration de la vacuole qui n'est donc colorée que dans les cellules en vie. C'est là un fait général, qui s'applique à tous les autres colorants des vacuoles et, pour eux, il semble que la coloration du protoplasme corresponde au moment où celui-ci a perdu son pouvoir réducteur ou, plus simplement, au moment où commence la désorganisation de la cellule.

D'autre part, des cellules de *S. Ludwigii* ayant subi un séjour prolongé dans une solution de rouge neutre et dont toutes les vacuoles sont uniformément colorées ne présentent aucun signe d'altération. Si on les place dans une solution nutritive en chambre humide, on constate qu'elles se multiplient, tandis que leurs vacuoles se décolorent lentement. D'ailleurs, en colorant des Protozoaires par le rouge neutre, il est facile de constater qu'ils continuent à se mouvoir pendant longtemps, avec leurs vacuoles colorées. Il s'ensuit donc que la coloration vitale des vacuoles constitue un excellent réactif pour s'assurer qu'une cellule est vivante.

Mais Guilliermond a été plus loin dans sa démonstration et, par une série de cultures de plantes appartenant à divers groupes, en milieu additionné de diverses doses de colorants vitaux des vacuoles, cet auteur a apporté la preuve expérimentale de la parfaite inocuité de ceux-ci, lorsqu'ils

1. On a cependant constaté, dans les cellules animales, qu'un excès de rouge neutre peut provoquer des vacuoles artificielles (*crinome* de Chlopin).

sont employés à une dose convenable, et a précisé le degré de toxicité de chacun d'eux (1). Cet auteur a obtenu, sur bouillon de peptone additionné de 1 à 2 mgr. % de rouge neutre, des cultures d'un *Saprolegnia* qui ne différaient en rien des cultures témoins, et dans lesquelles le Champignon parcourait tout son développement, de la germination des zoospores jusqu'à la formation des zoosporanges. Or, pendant tout son développement, le Champignon offrait une superbe coloration de ses vacuoles. A 5 mgr. % de rouge neutre, la croissance est tout aussi active, mais le *Saprolegnia* ne sporule plus. Au-dessus de 5 mgr. % et jusqu'à 2 cgr. environ de rouge neutre, le développement se ralentit notablement ; toutefois, le Champignon continue à vivre jusqu'à une dose relativement considérable de rouge neutre, voisine de 5 à 6 cgr. %. Cette méthode a permis de suivre, sous le microscope, en cultures sur chambre humide, toute l'évolution des vacuoles du *Saprolegnia*. La coloration de celles-ci varie suivant la concentration du colorant ; à des doses très faibles, le rouge neutre fait apparaître dans le suc vacuolaire, incolore ou faiblement teint, de nombreux corpuscules fortement colorés ; à des doses plus fortes (au-dessus de 1 cgr. %), il ne détermine généralement plus la formation de corpuscules et les vacuoles apparaissent tout entières avec une teinte rouge très accentuée ; de plus, elles sont très hypertrophiées, mais il ne paraît pas se former de vacuoles artificielles.

Des expériences analogues, faites avec les autres colorants des vacuoles, ont montré que le bleu de toluidine se place immédiatement après le rouge neutre, au point de vue de sa toxicité ; le *Saprolegnia* a donné, dans les milieux additionnés de 1 mgr. à 3 cgr. % de ce colorant, un développement très apparent, bien que moins abondant qu'avec les doses correspondantes de rouge neutre ; à partir de 3 cgr. et jusqu'à 5 cgr., 4 environ, le développement s'est fortement ralenti et s'est arrêté au-dessus de cette dose. Les bleus de méthylène, de crésyl et de Nil se sont montrés beaucoup plus toxiques : le Champignon ne s'est développé que jusqu'à une dose de 6 à 7 mgr. de ces colorants. Par contre, tous ces colorants ne produisent pas de coloration des vacuoles pendant la croissance du Champignon, peut être parce qu'il sont réduits par ce dernier (2).

Guilliermond, Dufrenoy et Labrousse ont répété ces expériences sur les Phanérogames. Ces auteurs ont réussi à faire germer des graines de Tabac en culture pure sur un milieu synthétique additionné de doses de rouge neutre comprises entre 3 mgr. et 2 cgr. %. Ils ont obtenu des plan-

1. Déjà Fischel avait réussi à faire vivre des têtards de Batraciens dans des solutions de rouge neutre et de Beauchamp avait fait des expériences analogues pour les Rotifères ; mais il ne semble pas que ces essais aient été faits avec une précision suffisante.

2. Guilliermond a effectué des expériences semblables sur les Champignons les plus variés (Mucorinées, *Oidium lactis*, *Penicillium glaucum*, Levures, etc.). Ces expériences ont montré que les colorants des vacuoles ont, pour ces Champignons, la même toxicité que pour le *Saprolegnia*. Le moins toxique est, de beaucoup, le rouge neutre ; viennent ensuite le bleu de toluidine, puis le bleu de méthylène, et enfin les bleus de crésyl et de Nil, ces deux derniers, surtout le bleu de Nil, étant les plus toxiques. Mais les doses limites, pour certains de ces Champignons, sont beaucoup plus élevées que pour le *Saprolegnia* et peuvent être, pour certains colorants, de l'ordre du gramme. Il est, de

tules tout à fait normales à 3 mgr. % ; à partir de 5 mgr., le développement s'est ralenti et la germination a été inhibée au dessus de 2 cgr. L'observation des plantules a montré que le rouge neutre s'accumulait dans les vacuoles de toutes les cellules du méristème. Mais la coloration est sous la dépendance étroite du pH du milieu ; elle ne se produit qu'à un pH compris entre 5,5 et 7,5, et non à un pH plus acide que 5,5. Il semble donc que l'acidité du milieu modifie la perméabilité des cellules vis-à-vis du colorant. Ces faits sont à rapprocher de ceux constatés dans la coloration du suc vacuolaire de *Valonia* par Irwin et Pischinger. Ces auteurs ont montré que, lorsqu'on place cette Algue dans une solution de bleus de crésyl ou de méthylène, dont le pH est compris entre 5,5 et 4, la pénétration du colorant est ralentie : elle est augmentée, au contraire, avec un pH plus élevé, dans l'eau de mer, par exemple (pH 9,5). De leur côté, Bailey et Zirkle, puis Genaud, ont constaté des faits analogues.

D'autres expériences, effectuées à la même époque que celles dont il vient d'être question, ont confirmé ces résultats. C'est ainsi que Skupienski a pu obtenir, dans des milieux additionnés de rouge neutre, le développement complet d'un Myxomycète, le *Didymium nigripes*, et la coloration des vacuoles de ce Champignon pendant sa croissance. Eichhorn a constaté, d'autre part, que les racines d'*Allium Cepa* croissent normalement dans les solutions de rouge neutre qui colorent leurs vacuoles et ne gênent aucunement leurs mitoses qui s'effectuent normalement dans les cellules du méristème. Dans un autre ordre d'idées, les recherches d'Aubel, Aubertin et Genevois ont démontré que les Levures sont susceptibles de vivre dans les milieux additionnés de rouge neutre ou d'autres colorants des vacuoles qui déterminent une augmentation de leur intensité respiratoire.

Ainsi, les recherches que nous venons de passer en revue nous apportent la preuve expérimentale que les colorants vitaux, et en particulier le rouge neutre, préconisé par Guilliermond, sont très peu toxiques, que la coloration qu'ils produisent est, sauf de rares exceptions, strictement limitée aux vacuoles et, qu'en outre, elle ne peut se produire que pendant la vie des cellules.

On conçoit l'importance de cette précieuse méthode qui permet, avec une grande précision, de suivre toute l'évolution des vacuoles dans des cellules vivantes. C'est à elle que sont dues les importantes découvertes qui ont été réalisées dans ces dernières années sur l'origine et l'évolution des vacuoles, découvertes que nous allons exposer maintenant.

plus, très curieux de constater que ces colorants qui s'accumulent si facilement dans les vacuoles, quand on réalise la coloration vitale de ces Champignons sous le microscope ne colorent plus les vacuoles pendant la croissance de ceux-ci. Bien que la plupart de ces colorants soient lentement réduits dans le milieu de culture sous l'influence de ces Champignons, il ne semble pas que cette absence de coloration puisse s'expliquer par une réduction, d'ailleurs inadmissible pour le rouge neutre dont le potentiel d'oxydo-réduction est trop bas pour que ce phénomène soit réalisable. Une série de faits conduisent à supposer que ces Champignons acidifieraient le milieu et cette acidification modifierait la perméabilité des cellules, en sorte que jusqu'à une certaine dose correspondant à la dose limite, le colorant ne pénétrerait pas. Il est à remarquer qu'au contraire, le *Saprolegnia* semble plutôt alcaliniser les milieux. Cette hypothèse est appuyée par les résultats obtenus sur les plantules de Tabac. Il se pourrait aussi que les colorants fussent assimilés par les Champignons.

ÉVOLUTION DES VACUOLES

Le point de départ de ces découvertes a été une observation vitale faite par GUILLIERMOND sur le mode de formation du pigment anthocyanique, dans les dents des folioles du Rosier (1913). Cet auteur a remarqué que, dans celles-ci, le pigment commence à se former à partir de l'extrémité de la dent : en suivant une dent de son extrémité à sa base, on peut donc suivre toutes les phases de la formation de l'anthocyane (fig. 157). Or, GUILLIERMOND a observé que, dans les cellules les plus jeunes, celles de l'extrémité, ce pigment apparaît sous forme de nombreux et minuscules éléments, en forme de filaments semblables à des chondriocontes et dont l'ensemble rappelle tout à fait un chondriome. Dans les régions situées plus bas, on voit ces éléments se gonfler et se transformer peu à peu en petites vacuoles qui, par leur fusion, finissent ensuite par constituer une énorme et unique vacuole occupant la majeure partie de la cellule et renfermant le pigment à l'état de solution. En raison de la grande ressemblance des figures initiales de l'apparition de l'anthocyane avec des chondriocontes, GUILLIERMOND a été d'abord amené à admettre que ce pigment prenait naissance dans les éléments du chondriome qui, ensuite, se transformaient en vacuoles. Cette interprétation était naturelle à un moment où le chondriome n'était pas encore bien connu et où l'on admettait que la plupart des pigments des cellules animales étaient d'origine mitochondriale.

Cette observation fut aussitôt vérifiée par un certain nombre d'auteurs dont les uns se rangèrent à l'interprétation de GUILLIERMOND (F. MOREAU, M. MIRANDE) et dont les autres la contestèrent. Parmi ces derniers, ARTHUR MEYER admit, mais sans aucune preuve à l'appui, que les éléments en forme de chondriocontes qui marquent le début de la formation de l'anthocyane représentent des vacuoles filamenteuses. LÖWSCHINE émit, d'autre part, l'opinion que les figures filamenteuses de l'anthocyane représenteraient simplement la forme sous laquelle ce pigment se dépose dans le cytoplasme et qu'il n'y aurait, entre ces figures et les chondriosomes, qu'une simple convergence de forme. PENSA a été le premier à démontrer que les figures filamenteuses que revêt l'anthocyane à son origine, ne se colorent pas par les techniques mitochondriales et ne peuvent, par conséquent, être considérées comme des chondriosomes. Reprenant l'hypothèse toute gratuite de LÖWSCHINE, en l'appuyant sur ses observations, ce savant admit que ces figures correspondent simplement à un état d'agrégation de l'anthocyane. Ce pigment pourrait, selon les conditions, revêtir dans le cytoplasme deux formes colloïdales différentes : l'état d' « agrégation », caractérisé par des éléments d'aspect mitochondriforme, disséminés dans le cytoplasme, et l'état de « dispersion », caractérisé par la diffusion du pigment dans tout le cytoplasme. En traitant des cellules contenant de l'anthocyane à l'état diffus par certaines substances chimiques (sulfate de quinine, par exemple), PENSA prétend avoir obtenu le retour à l'état d'agrégation, caractérisé par la production, dans le cytoplasme, de grains d'anthocyane assemblés

en chaînette et souvent disposés en réseau. Ainsi, d après ce savant, les figures mitochondriformes ne correspondraient pas forcément aux phases

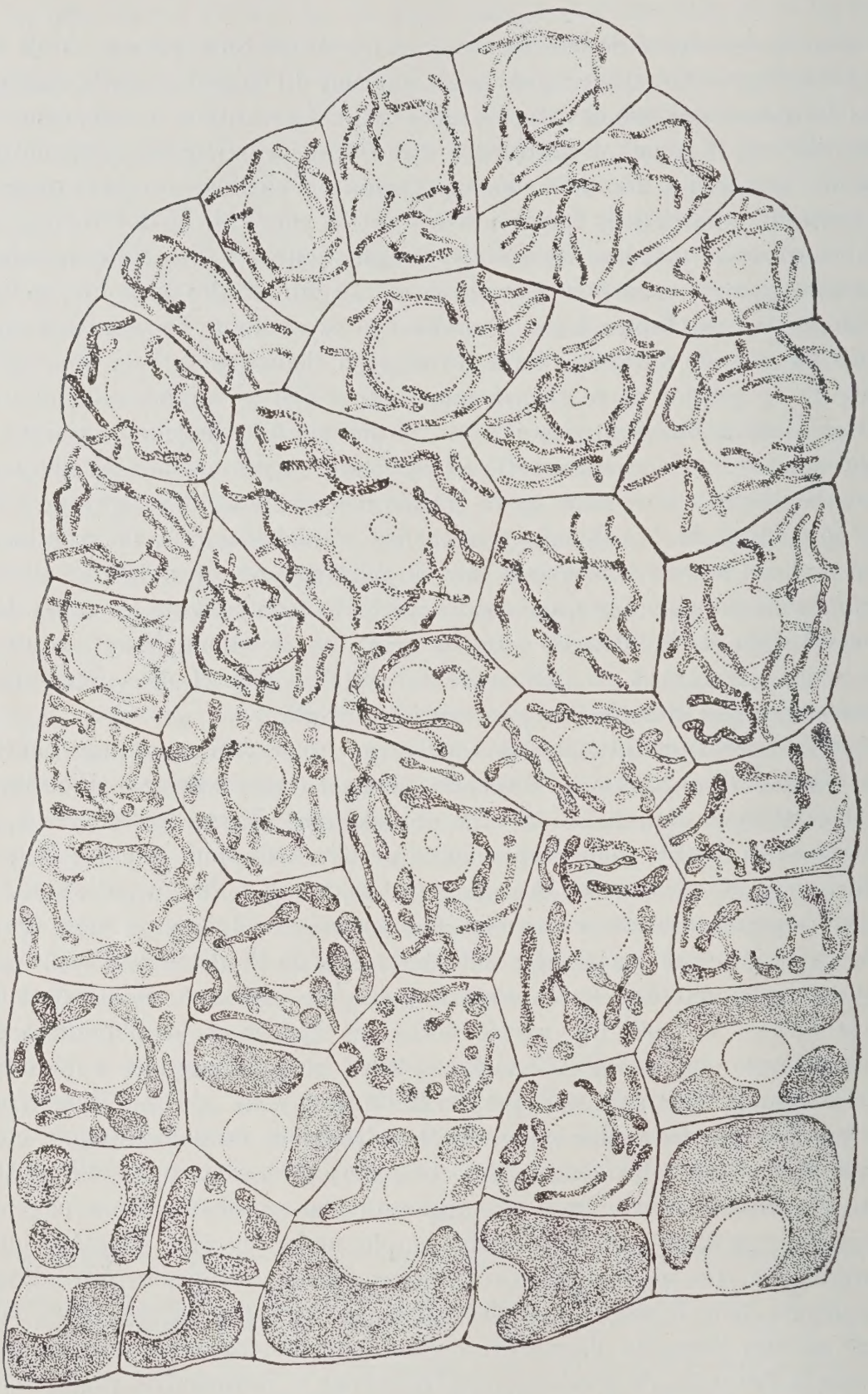


FIG. 157. — Dent d'une jeune foliole de Rosier, montrant les divers stades de l'évolution des vacuoles et de la formation de l'anthocyane (d'après GUILLIERMOND, 1913).

d'apparition de ce pigment. Mais l'interprétation de PENSA est erronée, parce que l'auteur n'a pas compris que les phases qu'il considère comme

représentant l'état de dispersion de l'anthocyane correspondent à des cellules adultes renfermant une unique et énorme vacuole occupant presque toute la cellule, entourée par une mince couche de cytoplasme, et que l'anthocyane ne se trouve pas à l'état diffus dans le cytoplasme lui-même, mais dans la vacuole. Ce qu'il décrit comme phase de dispersion du pigment dans le cytoplasme représente donc, en réalité, une phase de dispersion dans une vacuole très grosse occupant presque toute la cellule. Certains agents chimiques déterminent bien la floculation (état d'agrégation) de ce pigment, sous forme de grains (1) animés de mouvements browniens, qui s'assemblent parfois en chaînettes, mais ce phénomène se produit dans le suc vacuolaire et non dans le cytoplasme ; il donne lieu à des figures ne ressemblant que très vaguement à celles qui correspondent à la formation de l'anthocyane et nullement comparables avec elles (2). Ces dernières, en effet, apparaissent dans les cellules embryonnaires, au sein du cytoplasme lui-même, et offrent des aspects qui rappellent beaucoup plus les chondriosomes que les figures résultant de la précipitation de la solution colloïdale de la vacuole.

C'est à P. A. Dangeard (1918) que l'on doit d'avoir orienté la question dans une voie nouvelle. Ce savant, observant à l'aide de colorants vitaux, l'origine des vacuoles dans les Végétaux les plus divers, constata, en effet, que, dans les extrémités des filaments en voie de croissance des Champignons, aussi bien que dans les cellules embryonnaires des Phanérogames, les vacuoles apparaissent toujours à l'état de nombreux et minuscules éléments, en forme de grains isolés ou assemblés en chaînettes ou de filaments, fixant d'une manière intense les colorants vitaux, rappelant tout à fait les chondriosomes et constitués par une solution colloïdale très condensée. Ce sont ces éléments, qui ne sont autres que de jeunes vacuoles, qui, en s'hydratant, se transforment peu à peu en vacuoles fluides.

Reprenant ensuite les observations de Guilliermond sur l'origine de l'anthocyane, P. A. Dangeard a démontré que, comme l'avait prévu A. Meyer, les éléments pris, par cet auteur, pour des chondriosomes, représentent, en réalité, de jeunes vacuoles à contenu anthocyanique très condensé, et que la formation de l'anthocyane se rattache au mode général de formation des vacuoles.

Les résultats de P. A. Dangeard, ont été ensuite confirmés et complétés par Guilliermond, Pierre Dangeard et beaucoup d'autres botanistes.

Examinons donc, d'une manière plus détaillée, d'après les travaux de ces auteurs, l'évolution des vacuoles dans les Phanérogames. Prenons, comme exemple, la racine d'Orge, dans laquelle les phénomènes sont particulièrement schématiques. Si l'on observe, dans une goutte de solution de rouge neutre, la racine d'une très jeune plantule, en l'écrasant très légèrement, de manière à dissocier les cellules, sans les léser, on constate la présence, dans

1. Les granulations ainsi obtenues doivent être considérées comme des tanoïdes ou d'autres substances colloïdales ayant adsorbé l'anthocyane, substance cristalloïde.
2. Il importe de ne pas confondre cet état d'agrégation *du pigment dans la vacuole*, avec l'état d'agrégation *des vacuoles dans le cytoplasme*, phénomène essentiellement différent et qui sera étudié plus loin (cf. pp. 325 et suiv.).

toutes les cellules du méristème, de nombreux et minuscules éléments disséminés dans le cytoplasme et présentant des formes de grains isolés ou assemblés en chaînettes et surtout de filaments onduleux (fig. 158, *1*). Ces éléments apparaissent fortement et uniformément colorés par le rouge neutre. Par leurs formes et leurs dimensions, ils présentent une ressemblance frappante avec des chondriosomes et une observation superficielle amènerait facilement à les prendre pour tels. Toutefois, ils se distinguent des chondriosomes par l'extrême diversité des formes qu'ils montrent dans une même cellule et d'une cellule à l'autre (fig. 158, *1*, *2*), ainsi que par les aspects réticulaires qu'ils prennent dans la suite (fig. 158, *3*). Ils paraissent avoir une consistance semi-fluide et être constitués par une solution colloïdale très

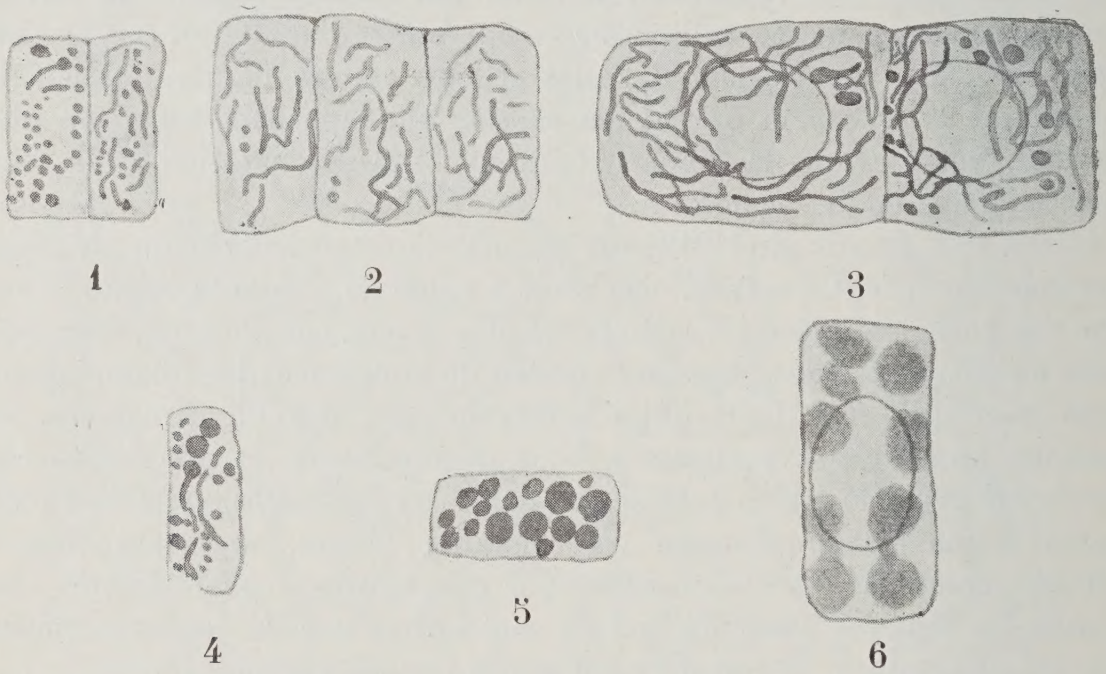


FIG. 158. — Cellules du méristème d'une racine d'Orge, colorée vitalement par le rouge neutre. — 1, 2, 3, cellules très jeunes avec vacuoles filamenteuses. — 4, les vacuoles commencent à se gonfler. — 5 et 6, transformation des vacuoles filamenteuses en vacuoles globuleuses (d'après GUILLIERMOND, 1920).

condensée. Dans la radicule très jeune, sortant à peine de la graine, ces éléments apparaissent presque tous à l'état de grains et les filaments semblent donc résulter de l'étirement de ces grains.

Au cours de la différenciation cellulaire, on constate que ces éléments se gonflent en absorbant de l'eau et prennent d'abord les aspects les plus divers : très fréquemment, les filaments s'anastomosent en un réseau dont les mailles forment, sur leur trajet, des renflements ; d'autres prennent des formes de massues, de fuseaux, d'haltères, de chapelets de gros grains réunis par des parties amincies (fig. 158, *4*). Ces éléments, soit en s'arrondissant directement, soit en se fusionnant, se transforment ensuite peu à peu en petites vacuoles sphériques plus liquides et que le rouge neutre colore toujours d'une manière homogène, mais moins accentuée (fig. 158, *5*, *6*) ; puis celles-ci continuent à s'hydrater et, bientôt, n'apparaissent plus que très faiblement teintes, mais montrent, dans leur intérieur, des corpuscules fortement colorés et agités de mouvements browniens, corpuscules qui résul-

tent d'une précipitation des colloïdes sous l'action du colorant. Ces vacuoles, en se fusionnant les unes aux autres, finissent par ne plus constituer, dans les cellules adultes, qu'une énorme vacuole occupant la majeure partie de la cellule et refoulant à la périphérie le noyau et le cytoplasme, ce dernier se réduisant à une mince enveloppe pariétale. Cette grande vacuole est, tantôt incolore avec des corpuscules colorés animés de mouvements browniens, tantôt d'un rouge très pâle avec ou sans précipités. Ainsi, les vacuoles nous apparaissent d'abord comme consti-

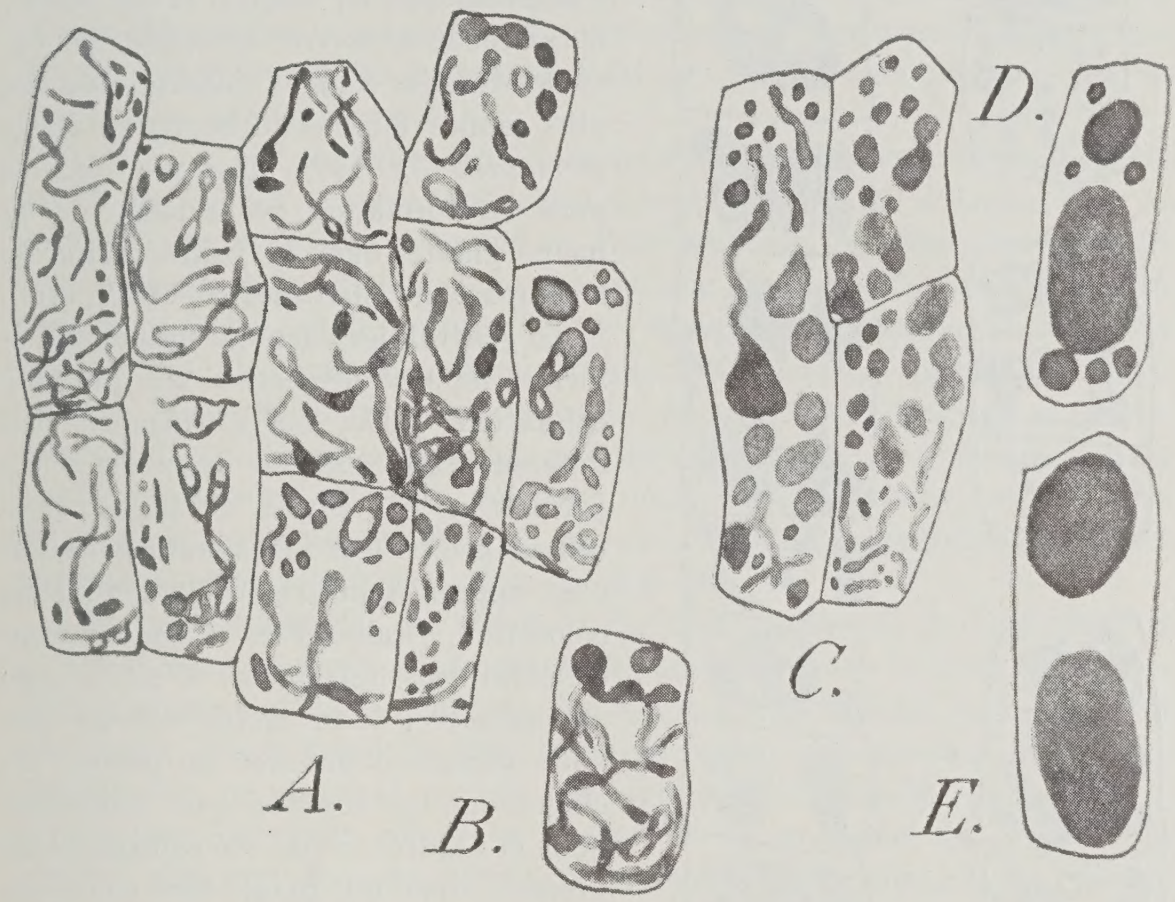


FIG. 159. — Evolution des vacuoles dans une très jeune feuille d'*Iris germanica*. — A, cellules les plus jeunes avec vacuoles filamenteuses. — B et C, gonflement des vacuoles dans les cellules un peu moins jeunes. — D et E, les vacuoles se sont, dans les cellules plus évoluées, fusionnées en éléments volumineux (Coloration vitale au rouge neutre ; d'après GUILLIERMOND, 1920).

tuées par une solution colloïdale très condensée qui, en s'hydratant progressivement, à mesure que les cellules se différencient, se transforme en une solution extrêmement diluée. Cette dilution progressive de la solution colloïdale se traduit d'abord par la coloration de moins en moins accentuée que lui confère le rouge neutre ; puis, lorsque la solution a atteint un certain degré de dilution, le colorant ne teint plus ou presque plus la vacuole, mais détermine la précipitation du colloïde sous forme de corpuscules fortement colorés et agités de mouvements browniens.

On retrouve, dans la plupart des Phanérogames, une évolution tout à fait semblable des vacuoles ; dans presque tous les méristèmes (racine, tige, ébauches foliaires, etc.), les jeunes vacuoles apparaissent sous forme de

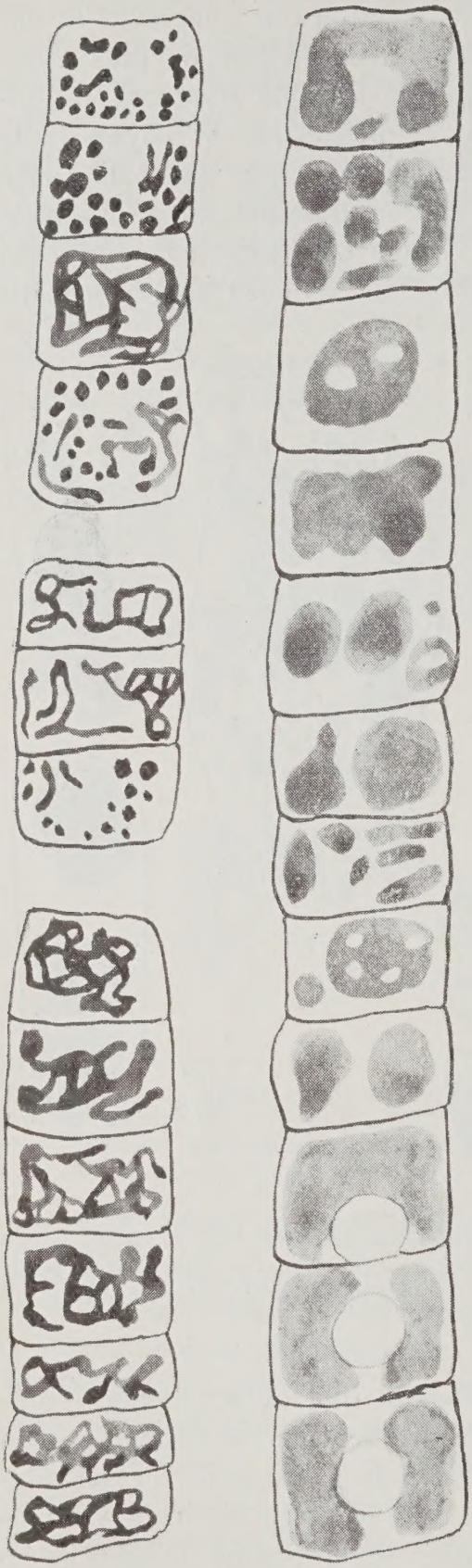


FIG. 160. — *A gauche*, vacuoles filamenteuses et réticulées d'une file de cellules à tanoïdes dans une racine très jeune de Ricin. — *A droite*, stade ultérieur ; les petites vacuoles se sont fusionnées en grosses vacuoles. Toutes ces vacuoles sont naturellement colorées par de l'anthocyane (d'après GUILLIERMOND, 1924).

nombreux et minuscules éléments, d'apparence plus ou moins mitochondriale, qui, en réalité, sont de très petites vacuoles à contenu colloïdal très condensé. Ces éléments offrent, d'une manière générale, les mêmes formes de grains qui, au début de l'hydratation, s'allongent en filaments présentant une tendance à s'anastomoser, en réseau. Il est facile, notamment, de suivre l'évolution des vacuoles dans les cellules épidermiques des plus jeunes feuilles du bourgeon d'*Iris germanica* (fig. 159), ainsi que dans les poils en formation des sépales de la même plante, dans la jeune racine de la plupart des plantules (fig. 160), etc...

En général, les vacuoles mitochondriformes ne sont décelables que par une coloration vitale, leur réfringence, peu différente de celle du cytoplasme, ne permettant pas de les distinguer sans cet artifice. Il y a cependant des cas où elles apparaissent très nettement, sans coloration vitale, grâce à un contenu colloïdal très réfringent. C'est le cas, par exemple, de la racine d'Orge que nous venons d'observer et où les vacuoles ont un contenu très réfringent dont la nature n'a pas été suffisamment précisée, mais qui paraît être constitué par des protéides. Il en est de même dans les jeunes feuilles d'*Iris germanica*, où les vacuoles mitochondriformes renferment des composés phénoliques qui leur confèrent également une grande réfringence. Dans les cas où ces vacuoles sont visibles sans le secours d'une coloration vitale, elles se présentent sous forme d'éléments tout à fait semblables aux chondriosomes, quoique d'une réfringence nettement plus accusée que ces derniers. Enfin, il existe des méristèmes qui renferment des pigments anthocyaniques et où les vacuoles mitochondriformes contiennent, dès le début, un pigment anthocyanique rouge et où l'on peut, grâce à cette co-

loration naturelle, suivre avec une admirable précision, toute l'évolution vacuolaire, sans avoir recours à une coloration vitale. C'est ce que nous avons décrit plus haut dans les dents des jeunes folioles de Rosier, dont l'observation a été le point de départ des récentes découvertes sur l'origine et l'évolution des vacuoles. On peut trouver bien d'autres exemples analogues (épidermes des jeunes bractées des *Canna*, poils sécréteurs des feuilles de Noyer, certaines régions de l'épiderme des sépales d'*Iris germanica*, etc...). Ces exemples sont intéressants à signaler, car ils nous donnent la preuve que les figures obtenues par coloration au rouge neutre, dans les méristèmes, dans le cas où ces éléments ne peuvent être décelés autrement, correspondent bien aux formes que revêtent les jeunes vacuoles et ne résultent pas d'altérations provoquées par le colorant.

Dans tous les cas que nous venons de citer, les vacuoles mitochondriformes suivent la même évolution que dans la racine d'Orge : elles se gonflent par hydration pendant la différenciation cellulaire et prennent l'aspect de vacuoles rondes et liquides qui, par confluence, arrivent à ne plus former, dans les cellules adultes, qu'une seule grosse vacuole. La transformation des éléments mitochondriformes en vacuoles sphériques donne souvent lieu à des figures extrêmement diverses : les filaments s'anastomosent en un réseau très caractérisé, dont les mailles se fusionnent pour former ces grosses vacuoles ; souvent, enfin, en s'hydratant, les filaments prennent des aspects de vésicules qui, en confluant, produisent des figures d'aspect spongieux et très complexes (fig. 159, A).

Les vacuoles liquides qui résultent de l'hydratation et de la confluence de ces éléments mitochondriformes, présentent aussi, en général, les caractères que nous avons décrits dans la racine d'Orge : tantôt, elles prennent une teinte diffuse très pâle avec le rouge neutre, avec ou sans précipités ; tantôt, elles ne prennent aucune coloration, mais montrent de nombreux corpuscules fortement colorés et agités de mouvements browniens ; en général, elles sont donc constituées dans une solution colloïdale très diluée.

Mais la concentration de cette solution semble varier beaucoup selon les cellules. Il existe des cas où les colloïdes sont très abondants et d'autres où ils paraissent en très faible quantité. Le premier cas est réalisé, notamment, dans certaines vacuoles renfermant des tanoïdes qui leur confèrent une réfringence supérieure à celle du cytoplasme. Il arrive, parfois, que les colloïdes peuvent être précipités de leur solution et apparaissent partiellement dans le suc vacuolaire sous forme de corpuscules animés de mouvements browniens.

La même évolution des vacuoles a été observé également dans les divers groupes des Végétaux, notamment dans les Ptéridophytes (Emberger), dans certaines Algues, telles que les Charophytes (M. Mirande), dans les Bryophytes, enfin dans certains Champignons Siphomycètes : Péronosporacées (Mlle Bach Wieg), Mucorinées (P. A. Dangeard, Guilliermond) et surtout dans Saprolegniacées (Guilliermond). Les Saprolegniacées constituent un exemple spécialement favorable à l'étude des vacuoles. Si l'on examine, dans une solution de rouge neutre, le mycélium d'un *Saprolegnia*,

on constate, dans les extrémités des filaments en voie de croissance, la présence de vacuoles, généralement sous forme de nombreux et minces canalicules (1), très allongés et plus ou moins orientés dans le sens de la longueur du filament (fig. 161, A). Les canalicules sont presque toujours anastomosés, constituant ainsi un réseau compliqué (fig. 161, A, B). Ils n'ont donc qu'une ressemblance très superficielle avec des chondriosomes : ils paraissent constitués par une solution colloïdale moins concentrée que dans tous les cas précédemment examinés et ne sont pas visibles sans coloration vitale. Un peu plus bas, dans le siphon, on voit ces canalicules se gonfler peu à peu en prenant les formes les plus variées (fig. 161, C), puis confluer pour ne plus constituer, dans les régions différenciées, qu'un unique canal parcourant le siphon d'un bout à l'autre et occupant la majeure partie de ce dernier (fig. 161, D). Le cytoplasme ne constitue plus alors qu'un mince revêtement autour de ce canal et les noyaux sont tous appliqués contre la paroi du siphon. On voit donc ici une forme spéciale de vacuole : un unique canal allant d'un bout à l'autre du filament, forme évidemment en relation avec la structure siphonée des Saprolegniacées.

Toutefois, les vacuoles ne présentent pas, dans tous les Végétaux, ces mêmes caractères. C'est ainsi que, si l'on étudie leur évolution dans le bourgeon d'*Elodea canadensis*, on observe, dans toutes les cellules du méristème de la tige et des plus jeunes ébauches foliaires, de nombreuses et très petites vacuoles toujours globuleuses : celles-ci se colorent, souvent uniformément et d'une manière intense, par le rouge neutre ; mais, dans certains cas, elles ne prennent qu'une teinte diffuse ou restent incolores, montrant dans leur intérieur un corpuscule fortement coloré et animé de mouvements browniens résultant de la précipitation du contenu colloïdal (fig. 162). Ces vacuoles, qui ne sont, d'ailleurs, pas visibles sans coloration, paraissent être constituées par une solution colloïdale moins condensée que dans les cas ordinaires. Ces vacuoles se gonflent ensuite par hydratation, puis se fusionnent peu à peu les unes avec les autres pour former, dans les cellules adultes, une unique vacuole que le rouge neutre colore d'une manière diffuse, en déterminant la production de précipités. Il n'y a donc ici, au début de l'évolution vacuolaire, aucune forme filamenteuse ou réticulée, mais seulement de petites vacuoles sphériques.

Dans la plupart des Champignons (*Endomyces Magnusii*, *Oidium lactis*, *Penicillium glaucum*, etc.), les vacuoles se présentent sous cette forme : elles apparaissent aux extrémités des filaments à l'état d'un grand nombre de petits corps globuleux qui, tantôt se colorent uniformément par le rouge neutre, tantôt restent incolores, mais montrent à leur intérieur un corpuscule fortement coloré et animé de mouvements browniens. Ces vacuoles se gonflent dans les régions les plus éloignées de l'extrémité, puis se fusionnent entre elles pour constituer, dans les articles situés plus bas,

1. Il semble certain que ce sont ces canalicules qui ont été décrits par MATRUCHOT dans *Mortierella reticulata*. En cultivant ce Champignon en présence du *Bacillus violaceus*, ce savant a pu obtenir, par le pigment excrété par la Bactérie, la coloration dans les siphons, de cordons rectilignes ou contournés, parfois spiralés, s'entrecroisant et donnant l'aspect d'un réseau.

de grosses vacuoles incolores ou faiblement teintées et remplies de cor

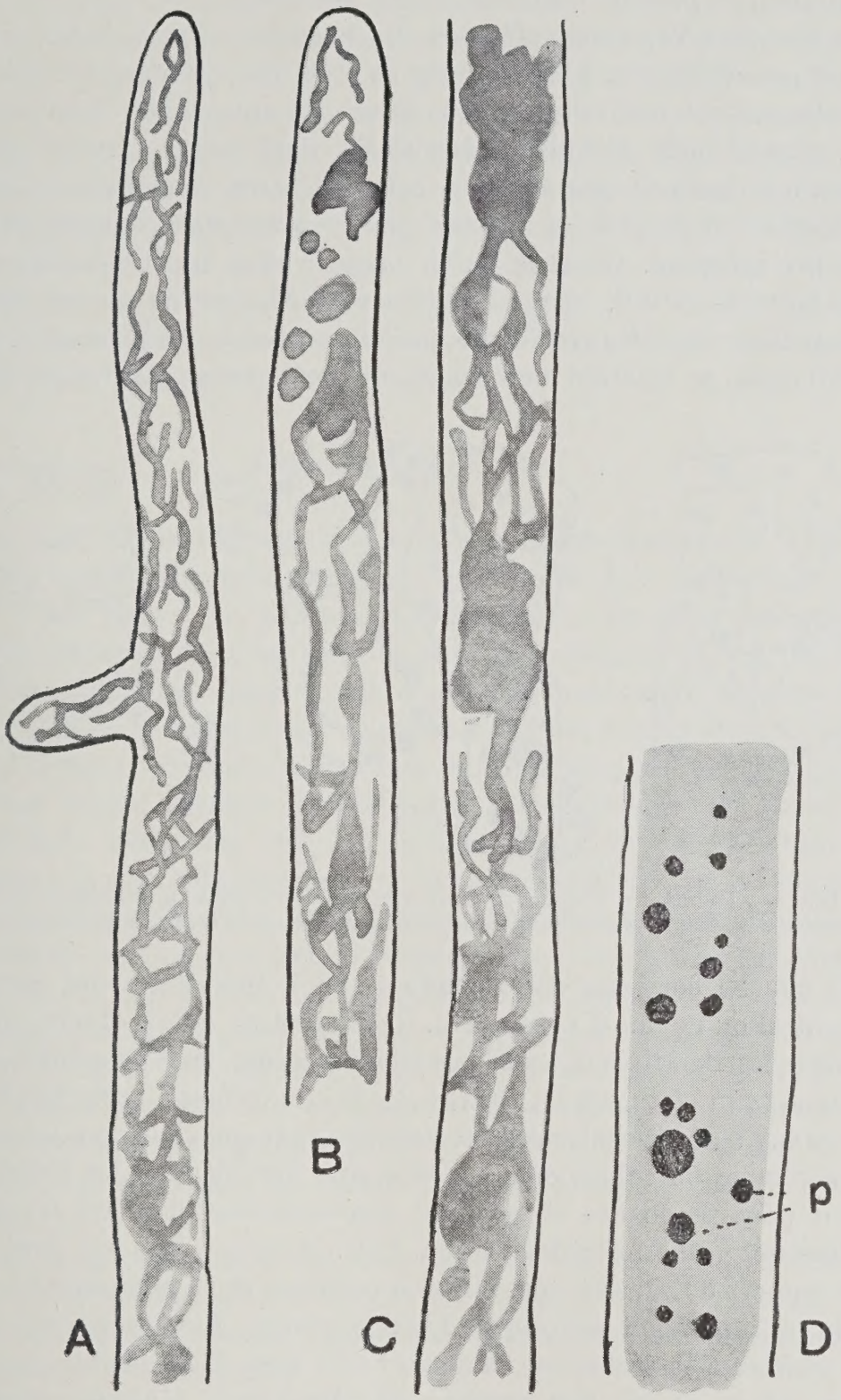


FIG. 161. — Evolution des vacuoles dans un *Saprolegnia*. — A et B, extrémités de filaments en voie de croissance, avec vacuoles filiformes ou réticulées. — C, région un peu plus âgée d'un filament, où les vacuoles réticulées se fusionnent, tendant à constituer un canal continu. — D, le canal vacuolaire est constitué. — P : précipités formés par le colorant (Coloration vitale au rouge neutre ; d'après GUILLIERMOND, 1924).

puscules fortement colorés. Les choses se passent de même dans les Levures où existent, dans le bourgeon, une ou plusieurs très petites

vacuoles tantôt uniformément colorées par le rouge neutre, tantôt incolores avec un gros corpuscule coloré dans leur intérieur.

Dans quelques Végétaux inférieurs, les vacuoles offrent, enfin, une évolution un peu différente. Elles peuvent se présenter, pendant toute la durée du développement des cellules, sous forme de très petits éléments semi-fluides, généralement globuleux, disséminés dans tout le cytoplasme. Ces vacuoles, formées par une solution colloïdale très condensée, se colorent d'une manière homogène et intense par le rouge neutre, sans présenter aucune précipitation. C'est ce qu'on observe chez les Cyanophycées, où d'après GUILLIERMOND, chaque cellule renferme constamment de nombreuses petites vacuoles rondes ou, parfois, en forme de bâtonnets plus ou moins allongés, se colorant uniformément par le rouge neutre et localisées

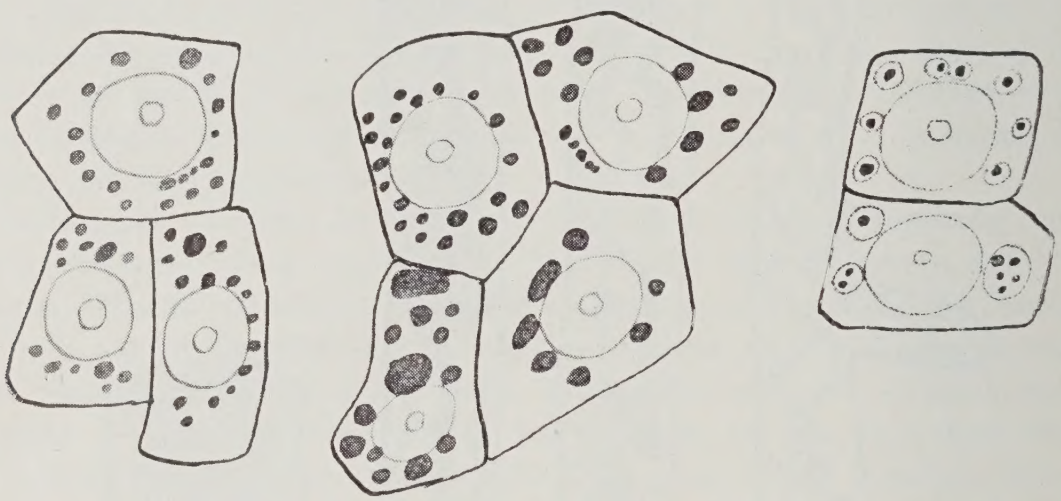


FIG. 162. — Début du développement des vacuoles dans le bourgeon d'*Elodea canadensis* (Coloration vitale au rouge neutre ; d'après GUILLIERMOND, 1924).

dans la couche corticale correspondant au cytoplasme, tout autour du corps central ou noyau (Cf. fig. 113). C'est aussi ce qu'on observe dans les Engléniens, les Péridiniens, les Chlamydomonadines, les Volvocinées, d'après P. A. DANGEARD et Pierre DANGEARD, les Myxomycètes d'après SKUPIENSKI. DE PUYMALY a décrit également des vacuoles analogues dans certaines Algues vertes aériennes ou subaériennes, c'est-à-dire vivant dans les milieux relativement pauvres en eau et pouvant être soumises, pendant les périodes de sécheresse, à une forte dessication. Cet auteur a même cru pouvoir établir un rapport de cause à effet entre la petitesse et la concentration, c'est-à-dire la forte pression osmotique, de ces vacuoles, d'une part, et la possibilité de résister à la sécheresse, d'autre part ; mais il ne semble pas qu'une telle hypothèse puisse être retenue, car beaucoup d'Algues aquatiques, telles que les Cyanophycées signalées plus haut, présentent dans leurs cellules de nombreuses petites vacuoles, et, d'autre part, certaines Algues, parmi les mieux adaptées à la vie aérienne (les *Trentepohlia*, par exemple), possèdent, dans chacune de leurs cellules, une seule grande vacuole (MANGENOT). Les Bactéries paraissent appartenir aussi à cette catégorie : chez elles, on observe, aussi bien par coloration vitale que par coloration après fixation, des corpuscules métachromatiques disséminés dans le cytoplasme surtout

aux pôles des cellules et qui semblent correspondre à des petites vacuoles à métachromatine très condensées (GUILLIERMOND, PETIT, BEAUVERIE).

Ce type de vacuoles a été observé dans les grains de pollen : les vacuoles y sont toujours à l'état de très petits éléments globuleux, fortement colorables par le rouge neutre et paraissant constitués par une solution colloïdale très condensée (Pierre DANGEARD, Mlle PY). Nous verrons que les vacuoles paraissent se présenter sous ce même aspect dans la plupart des cellules animales, d'après les travaux récents de PARAT. On voit donc que, dans tous ces cas que nous venons d'examiner, les vacuoles conservent, pendant toute la durée de vie des cellules, l'aspect et l'état physique qu'elles offrent dans les cellules embryonnaires des Végétaux : elles paraissent en quelque sorte arrêtées dans leur évolution.

Vacuoles spécialisées.

Il convient, enfin, d'ajouter que les recherches de MANGENOT (1928-29-30) ont attiré l'attention sur l'existence, entrevue et très brièvement signalée autrefois par WENT, Af. KLERCKER, enfin LLOYD, de deux catégories distinctes de vacuoles dans les cellules adultes de nombreux Végétaux. Dans une même cellule on observe, côte à côte, mais nettement séparées, des vacuoles riches en tanoïdes, très réfringentes, réduisant intensément l'acide osmique, et d'autres vacuoles dépourvues de tanoïdes, peu réfringentes et sans action sur l'acide osmique. La dimension respective des unes et des autres est parfois la même (fig. 163, *5*) ; ou bien encore, les vacuoles tanoïdiques sont beaucoup plus volumineuses que les autres (fig. 163, *1*), ou, inversement, plus petites (fig. 163, *4*) ; elles peuvent affecter, dans ce dernier cas, la forme de filaments ou de petits grains dispersés dans le cytoplasme, autour de l'autre vacuole (fig. 163, *7*). Les colorants vitaux confèrent à chacune de ces deux catégories de vacuoles des teintes différentes ; le bleu de crésyl, par exemple, colore en bleu ou en vert les vacuoles tanoïdiques, en violet ou en rose les autres vacuoles. Les cellules à vacuoles tanoïdiques spécialisées sont répandues chez un très grand nombre de Végétaux : chez toutes les Légumineuses Mimosées, chez les *Berberis*, les *Eucalyptus*, les *Oxalis*, *Monotropa Hypopitis*, etc.

BAILEY a retrouvé (1930) ces deux catégories de vacuoles (les unes riches en tanin et acides, les autres, dépourvues de tanoïdes et présentant un pH plus élevé) dans les cellules cambiales de nombreuses Gymnospermes et Angiospermes arborescentes.

Enfin, GUILLIERMOND (1931) a révélé l'extrême fréquence de vacuoles spécialisées *dans les cellules des fleurs et des fruits*. C'est ainsi que, dans les cellules épidermiques de la fleur de Glycine (fig. 164, *10*), il existe deux catégories de vacuoles : une grande vacuole centrale et des vacuoles périphériques, plus petites ; la vacuole centrale, riche en tanoïdes, contient aussi un pigment anthocyanique d'un violet pâle tirant sur le rouge ; les petites vacuoles périphériques, dépourvues de tanoïdes, contiennent un pigment anthocyanique violet foncé, tirant sur le bleu et qui, le plus souvent, cris-

tallise sous forme d'aiguilles. Dans les cellules de l'épicarpe et du mésocarpe du fruit de la Ronce (fig. 164, *1* à *8*), on rencontre également deux catégories de vacuoles : une grosse vacuole centrale contenant à la fois des tanoïdes et un pigment rouge cerise pâle, et de très nombreuses petites vacuoles sphériques disséminées dans la couche pariétale de cytoplasme ; celles-

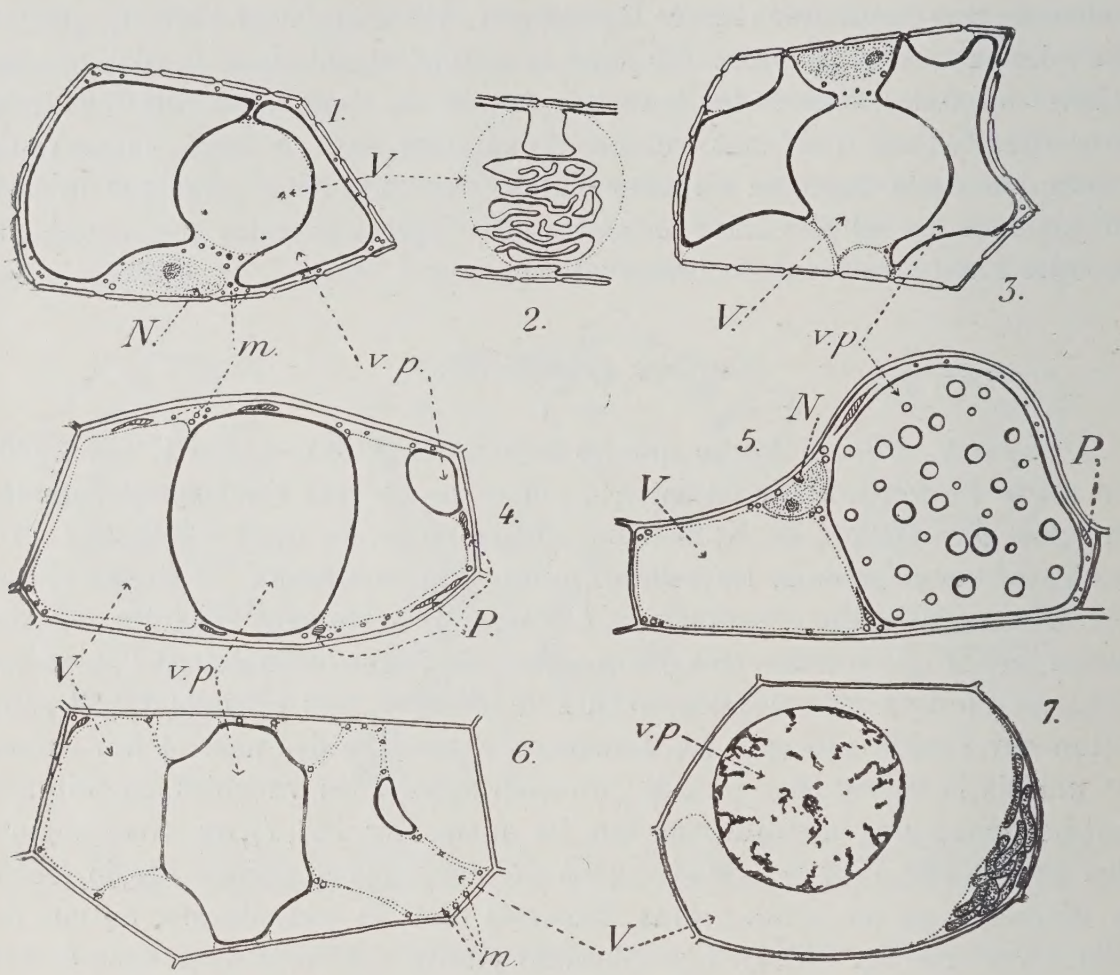


Fig. 163. — Cellules présentant deux variétés distinctes de vacuoles. Les vacuoles à tanoïdes sont limitées par un trait noir (*v. p.*), les vacuoles sans tanoïdes (V) par un trait pointillé. — N, noyaux ; P, chromoplastes ; *m*, microsomes. — 1, 2, 3, cellules de la tige florifère de *Monotropa Hypopit s* ; 1, cellule observée dans des conditions normales ; 2, partie d'une cellule présentant, au-dessus de la vacuole sans tanoïdes, des filaments constitués par les vacuoles tanoïdiques ; 3, cellule entière ayant subi un début de plasmolyse : les deux variétés de vacuoles sont contractées et se décollent, en plusieurs points, de la paroi. — 4, 5, 6, cellules épidermiques de l'étamine de *Berberis vulgaris* (région sensible, cf. p. 499) ; en 5, la vacuole tanoïdique contient des précipités globuleux ; en 6, début de plasmolyse ; 7, cellule du renflement moteur de *Mimosa pudica*, renfermant une grosse vacuole tanoïdique (avec précipités) et, de l'autre côté de la vacuole sans tanoïdes, plusieurs petites vacuoles tanoïdiques filamenteuses contenues dans la couche périphérique de cytoplasme (d'après Mangenot, 1927).

ci sont dépourvues de tanoïdes et contiennent d'abord un pigment rouge brique ; puis, à la maturité du fruit, apparaît, dans chacune d'elles, un corps colloïdal sphérique violet foncé, à structure concentrique, accompagné parfois de cristaux aciculaires de même couleur, tandis que le suc vacuolaire vire au violet, puis devient incolore. Dans les épidermes de beaucoup de fleurs et de feuilles (fig. 164, *9*, *10*, *11*), on observe également côte à côte des vacuoles à pigment anthocyanique rouge, et d'autres à pigment violet (*Hibiscus Syriacus*). Ces vacuoles spécialisées apparaissent de très bonne

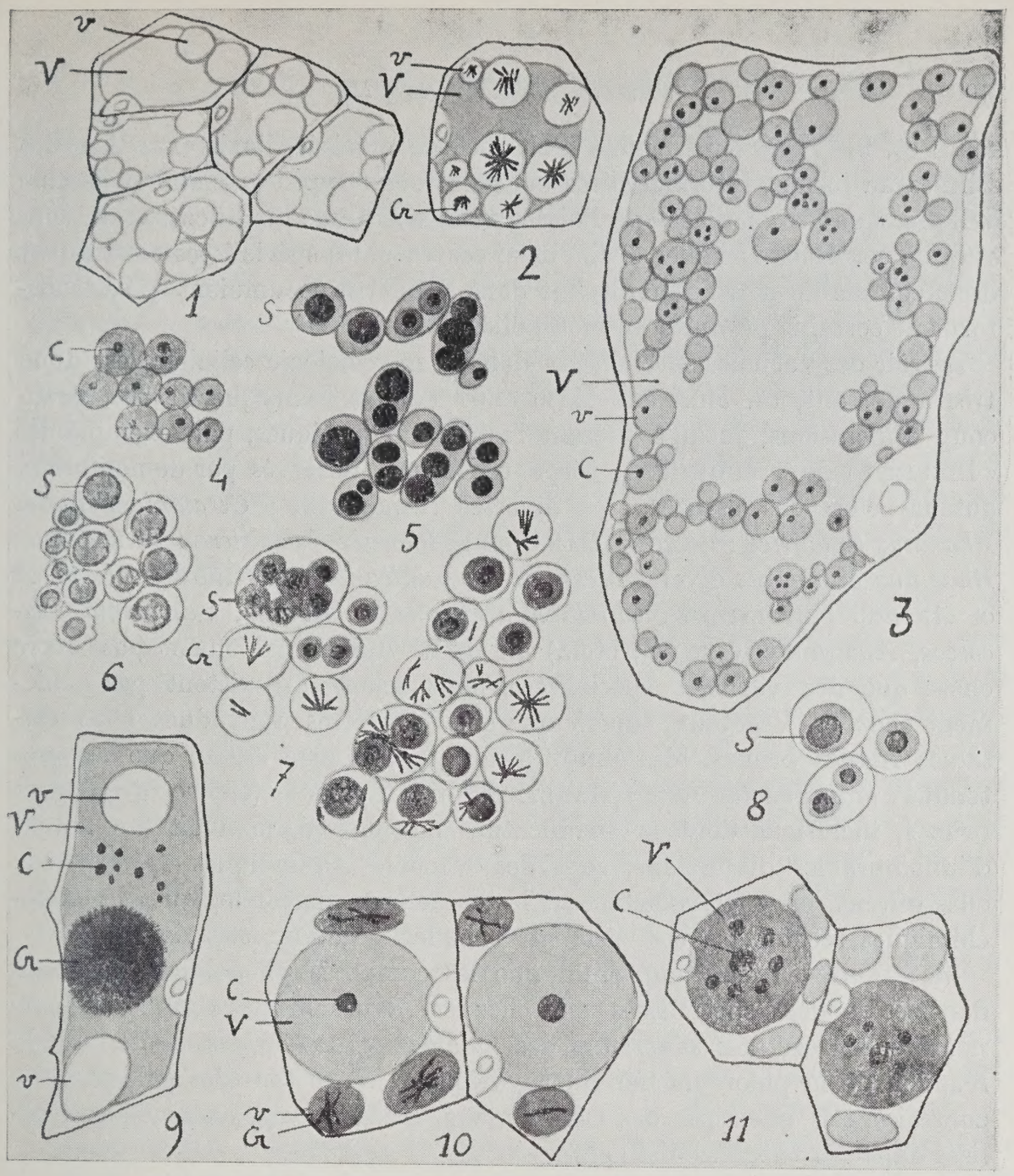


FIG. 164. — Cellules à vacuoles spécialisées dans les fruits, les fleurs et les feuilles. — 1, cellules de l'épicarpe d'un jeune fruit de *Rubus fruticosus* avant la pigmentation : V, grande vacuole centrale à tanoïde ; *v*, petites vacuoles périphériques sans tanoïde. — 2, cellule de l'épicarpe d'un fruit mûr ; la grande vacuole V contient un pigment anthocyanique rouge pâle ; dans les petites vacuoles périphériques se sont déposés des cristaux d'un pigment anthocyanique violet. — 3, cellule du mésocarpe d'un fruit de *Rubus fruticosus* encore très jeune : V, grande vacuole renfermant un pigment rouge pâle associé à des tanoïdes ; *v*, petites vacuoles périphériques très nombreuses renfermant en solution un pigment orangé et de petites granulations d'une substance colloïdale inconnue, qui adsorbe le pigment. — 4 à 8, évolution des petites vacuoles pendant la maturation du fruit ; 4, petites vacuoles à pigment orangé, avec granulations plus colorées. — 5 à 8, stades ultérieurs : formation, dans la plupart des petites vacuoles, d'une ou plusieurs grosses sphères à structure plus ou moins concentrique (5), colorées en violet foncé ; en même temps, le suc vacuolaire, d'abord orangé, vire au violet ; les grosses sphères semblent résulter de la précipitation d'une substance colloïdale, primitivement dissoute dans la vacuole (mucilage ?), qui aurait adsorbé une partie du pigment ; dans quelques vacuoles (7), on voit, en même temps, ou même, parfois, exclusivement, se déposer des cristaux violets. — 9, cellule épidermique d'une feuille de *Canna* ; V, grosse vacuole renfermant du pigment rouge dont une partie a cristallisé en un volumineux sphérocristal ; C, corpuscules colloïdaux ayant adsorbé une partie du pigment ; *v*, petites vacuoles dépourvues de pigment. — 10, cellules épidermiques de pétales de Glycine ; V, grosse vacuole renfermant un pigment anthocyanique rouge violacé ; C, corpuscule colloïdal ayant adsorbé le pigment ; *v*, petites vacuoles périphériques, à pigment bleu violacé en partie cristallisé sous forme d'aiguilles. — 11, cellules épidermiques des pétales d'*Hibiscus Syriacus* ; V, grosse vacuole à pigment rouge ; *c*, corpuscules colloïdaux ayant adsorbé le pigment ; *v*, petites vacuoles périphériques à pigment violet pâle (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1931).

heure et, bien que leur origine n'ait pu être précisée, l'existence dans les cellules de formes intermédiaires entre les deux types vacuolaires semble indiquer que les vacuoles spécialisées résultent d'une modification du contenu de certaines vacuoles ordinaires ; ces vacuoles spécialisées constituent donc comme de petits laboratoires dans lesquels s'accumulent et se transforment certains produits du métabolisme.

Le rôle des vacuoles spécialisées dans la morphologie cellulaire est donc très important, et, ainsi que MANGENOT l'a fait remarquer (1930), beaucoup d'inclusions, jusqu'à présent restées énigmatiques, par exemple les « Inklusen » de TICHOMIROW, corps réfringents observés par de nombreux auteurs chez des plantes très diverses (FLUCKIGER : *Ceratonia Siliqua*, *Rhamnus cathartica* ; BRAUN, HANAUSEK : *Phoenix dactylifera* ; HANAUSEK : *Rhamnus* et *Sorbus* divers, *Mespilus germanica* ; TICHOMIROW : *Diospyros* et *Anona* ; NETOLITZKY : *Chimaphila*, *Pirola chlorantha*, *Vaccinium oxycoccos*, *Apocynum venetum*, etc...) ne sont vraisemblablement pas autre chose que des vacuoles spécialisées. Mais celles-ci n'existent pas seulement chez les Végétaux supérieurs ; elles sont très répandues chez certaines Algues brunes. MANGENOT a, en effet, montré (1930) que les prétendus « *grains de fucosane* » (HANSTEIN) ou « *physodes* » (CRATO) des Algues brunes, inclusions dont la signification morphologique avait été l'objet d'innombrables discussions, sont des vacuoles tanoïdiques spécialisées : elles offrent, en effet, exactement les caractères morphologiques et histochimiques reconnus à ces éléments chez les Végétaux supérieurs.

MANGENOT a remarqué, enfin, que les composés phénoliques contenus dans ces vacuoles spécialisées sont, chez les Algues brunes comme chez de nombreux Végétaux supérieurs, des *tanoïdes pyrocatéchiques* présentant la réaction de la phloroglucine chlorhydrique (1). Les tanoïdes galliques, au contraire, tels que ceux des Châtaigniers, etc., ne sont souvent pas localisés dans des vacuoles distinctes.

Notion de vacuome

Les faits que nous venons d'exposer montrent donc que les vacuoles se rencontrent dans toutes les cellules et à toutes les phases de leur développement, et que, d'une manière générale, elles se présentent, dans les cellules embryonnaires, comme de minuscules éléments constitués par une solution colloïdale très condensée et qui, parfois, ont une grande ressemblance de forme et de dimension avec les chondriosomes. Ces éléments mitochondriformes se gonflent et se fusionnent au cours de la différenciation cellulaire et se transforment en grosses vacuoles liquides à solution colloïdale très diluée.

Aussi, P. A. DANGEARD a-t-il donné le nom de *vacuome* ou *système vacuolaire*, à l'ensemble des vacuoles contenues dans une cellule à toutes les phases de

1. Il est possible qu'il existe des vacuoles spécialisées contenant des produits très différents des tanoïdes : telles seraient, par exemple, ces vacuoles réfringentes des Algues brunes du genre *Desmarestia*, contenant, d'après CHADEFAUD, de l'oxalate acide de potassium.

son évolution. Partant de ce fait que les vacuoles sélectionnent le colorant et peuvent extraire la presque totalité du colorant d'une solution, ce savant, reprenant une hypothèse ébauchée déjà par HERTWIG (1) dans les cellules animales, a fait jouer à ce « vacuome » un rôle essentiel dans les phénomènes d'absorption de la cellule. Selon lui, la substance colloïdale renfermée dans la vacuole serait la même dans toutes les cellules ; elle correspondrait, dans tous les cas, à une substance bien déterminée, identifiable à la métachromatine des Champignons. Cette substance spécifique jouerait à la fois le rôle d'« osmotine » et d'« électivine » : elle fixerait les aliments, comme elle fixe les colorants vitaux, et DANGEARD explique par là, la formation des pigments anthocyaniques qui, d'après lui, naîtraient dans le cytoplasme, et seraient fixés par la métachromatine du « vacuome », en vertu de son pouvoir absorbant.

Frappé par la ressemblance que présentent les phases initiales du « vacuome » avec les chondriosomes, P. A. DANGEARD a été conduit, au début de ses recherches, à admettre que les formations décrites sous ce nom dans les cellules animales correspondraient à certaines phases d'un « vacuome » analogue à celui des cellules végétales. Ainsi, pour P. A. DANGEARD, l'expression de « vacuome » était-elle destinée à remplacer celle de chondriome et le nom de métachromatine celui de substance mitochondriale : « Le chondriome qui a fait l'objet de tant de travaux, doit, à mon avis, être envisagé autrement qu'on ne l'a fait jusqu'ici ; on peut le définir l'ensemble du système vacuolaire dans ses aspects variés et successifs ». Mais cette manière de voir, reposant exclusivement sur des observations vitales, était incompatible avec les faits. On pouvait se demander, comme GUILLIERMOND l'avait supposé, dans son étude sur la formation de l'anthocyane, si les vacuoles ne dériveraient pas, dans certains cas, de chondriosomes ; mais il n'était pas possible d'assimiler vacuoles et chondriosomes. Aussi, la théorie de P.A. DANGEARD a-t-elle été immédiatement contestée par divers auteurs, entre autres par GUILLIERMOND, et est-elle aujourd'hui définitivement abandonnée.

Caractères distinctifs des vacuoles mitochondriformes et des chondriosomes ; indépendance de ces deux catégories d'éléments

Il est, en effet, démontré aujourd'hui, à la suite des travaux de GUILLIERMOND, que, quelles que soient leurs ressemblances morphologiques, parfois si étroites, les vacuoles et les chondriosomes constituent deux catégories d'éléments absolument indépendantes.

Nous avons vu, d'ailleurs, que si, dans certaines cellules, les jeunes vacuoles offrent des formes presque identiques à celles des chondriosomes, il y a, cependant, d'autres cas, très nombreux, où elles ont, au contraire, des aspects qui ne permettent pas de les confondre avec ces derniers éléments.

1. HERTWIG, en traitant les embryons d'Echinodermes par le bleu de méthylène, a remarqué, en effet, que seules les cellules de l'endoderme retiennent la matière colorante d'où il en a conclu que celle-ci se comporte à la façon d'une substance nutritive.

Toutefois, étant donné que ces deux catégories d'éléments peuvent dans certains cas être facilement confondues, il convient d'examiner ici leurs caractères distinctifs.

Tout d'abord, les vacuoles ont une évolution très différente de celle des chondriosomes, car, tandis que les aspects mitochondriformes des vacuoles sont tout à fait transitoires et ne se rencontrent que dans les premières phases du développement des cellules, les chondriosomes, au contraire, persistent dans le même aspect pendant toute la durée de vie des cellules et coexistent avec les grosses vacuoles liquides. D'autre part, les vacuoles, même dans leur état mitochondriforme, sont essentiellement distinctes des chondriosomes par leurs caractères histochimiques : une différence essentielle réside d'abord dans le fait que, tandis que les vacuoles se colorent, instantanément et d'une manière intense, par tous les colorants vitaux (rouge neutre, bleus de méthylène, de crésyl, de toluidine et de Nil), les chondriosomes, au contraire, n'ont aucune affinité pour ces colorants et ne se teignent vitalement que par des colorants spéciaux (violets de Dahlia et de méthyle, vert Janus) qui n'ont pas d'électivité particulière pour les vacuoles. En outre, comme nous l'avons vu, la coloration des vacuoles est essentiellement vitale et cesse dès que la mort se produit. Au contraire, les chondriosomes ne se colorent guère que lorsque les cellules sont très près de mourir ; leur coloration s'accompagne toujours de leur vésiculisation et est bientôt suivie de mort des cellules. On a pu trouver des cellules embryonnaires où les chondriosomes sont visibles sur le vivant et où l'on a pu ainsi s'assurer, par la coloration vitale des vacuoles, que ces dernières sont indépendantes des chondriosomes qui, eux, restent incolores. La même constatation a été faite chez les Saprolégniacées, dont les chondriosomes sont très nettement visibles sur le vivant, à tous

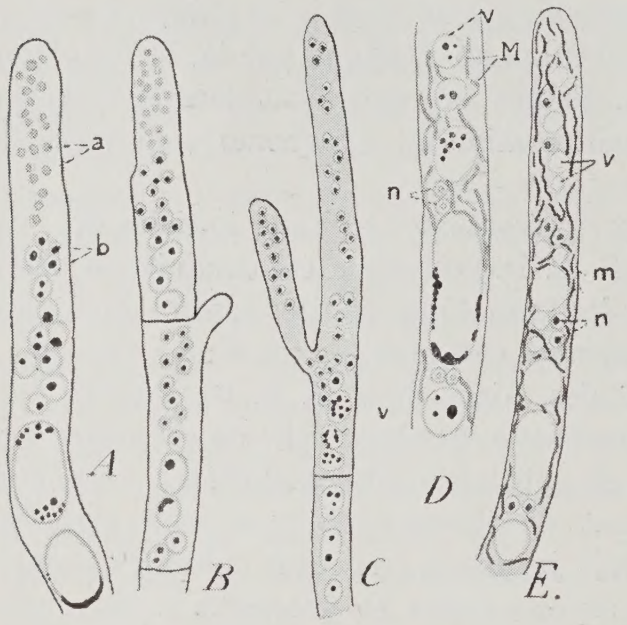


Fig. 165. — Extrémité de filaments en voie de croissance d'*Endomyces Magnusii*. A et B, colorations vitales au rouge neutre : *a*, petites vacuoles globuleuses colorées uniformément ; *b*, vacuoles un peu plus volumineuses avec précipités ; plus bas, les vacuoles deviennent plus volumineuses et les précipités plus nombreux ; ou bien ceux-ci forment un revêtement appliqué contre la paroi cytoplasmique. — C, extrémité de filaments semblables, après fixation au formol et coloration au bleu de méthylène ; les vacuoles contiennent des corpuscules métachromatiques. — D, filament semblable après double coloration vitale par le rouge neutre et par le vert Janus ; les chondriosomes (M) sont colorés en vert ; les vacuoles (V) renferment des précipités (corpuscules métachromatiques) colorés en rouge ; *n*, noyaux. — E, extrémité d'un même filament, traité par la méthode de Regaud ; *m*, chondriosomes ; *v*, vacuoles ; *n*, noyaux (d'après Guilliermond, 1926).

les stades du développement. Enfin, GUILLIERMOND a réussi à obtenir, dans les Saprolégniacées et d'autres Champignons, la double coloration vitale du chondriome et des vacuoles, au moyen d'un mélange de solutions de rouge neutre et de vert Janus, et à suivre l'évolution simultanée de ces deux systèmes pendant tout le développement : on voit alors les chondriosomes teintés en bleu et les vacuoles en rouge (fig. 165, D).

Les formes initiales, d'aspect mitochondrial, des vacuoles sont, comme

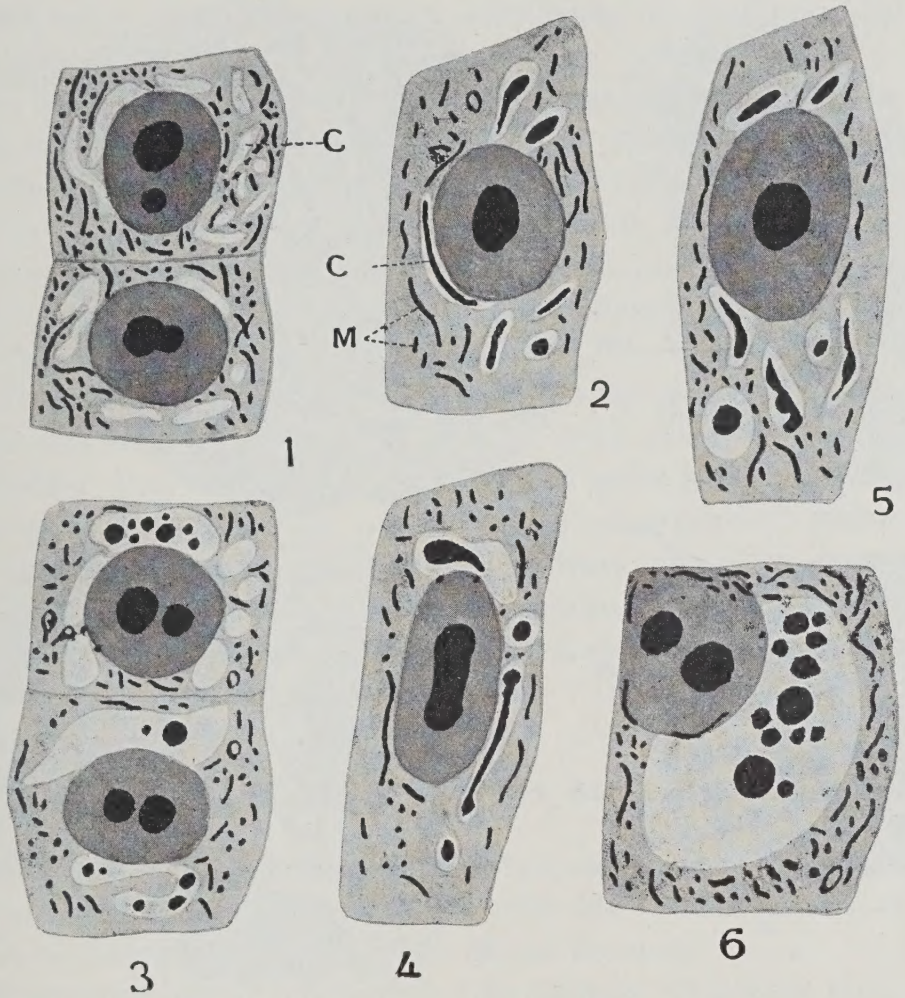


FIG. 166. — Cellules du mérisème de la racine de Pois, traitées par la méthode de Regaud. — 1, les vacuoles apparaissent sous forme de canalicules incolores. — 2 à 5, les vacuoles contiennent un corpuscule filamenteux, ou des corpuscules granuleux, colorés par l'hématoxyline : C ; M. chondriosomes. — 6, cellule adulte avec grande vacuole, renfermant des précipités granuleux très colorés (méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1924).

les chondriosomes, d'une grande fragilité ; mais leurs altérations consistent en leur gonflement et en leur transformation en petites vacuoles sphériques et liquides qui se distinguent très nettement des vésicules mitochondriales par leur absence de membrane visible et leur fusionnement ultérieur. Le réactif iodo-ioduré les altère très rapidement et les colore parfois en brun, tandis qu'il conserve toujours parfaitement les chondriosomes et leur donne une teinte jaune. Les solutions d'acide osmique conservent et noircissent fortement les vacuoles mitochondriformes lorsqu'elles renferment des composés phénoliques. Dans le cas contraire, elles les altèrent sans les noircir.

On sait que les chondriosomes sont fixés par l'acide osmique, qui ne les brunit pas, le brunissement des chondriosomes ne pouvant être obtenu qu'après une longue imprégnation osmique, à l'étuve. Dans les préparations traitées par les techniques mitochondriales, les vacuoles mitochondriformes apparaissent, le plus souvent, sous forme de canalicules incolores parfois anastomosés en réseau, au milieu du cytoplasme faiblement teinté. Parfois, cependant, mais très rarement, le contenu des vacuoles est coloré ;

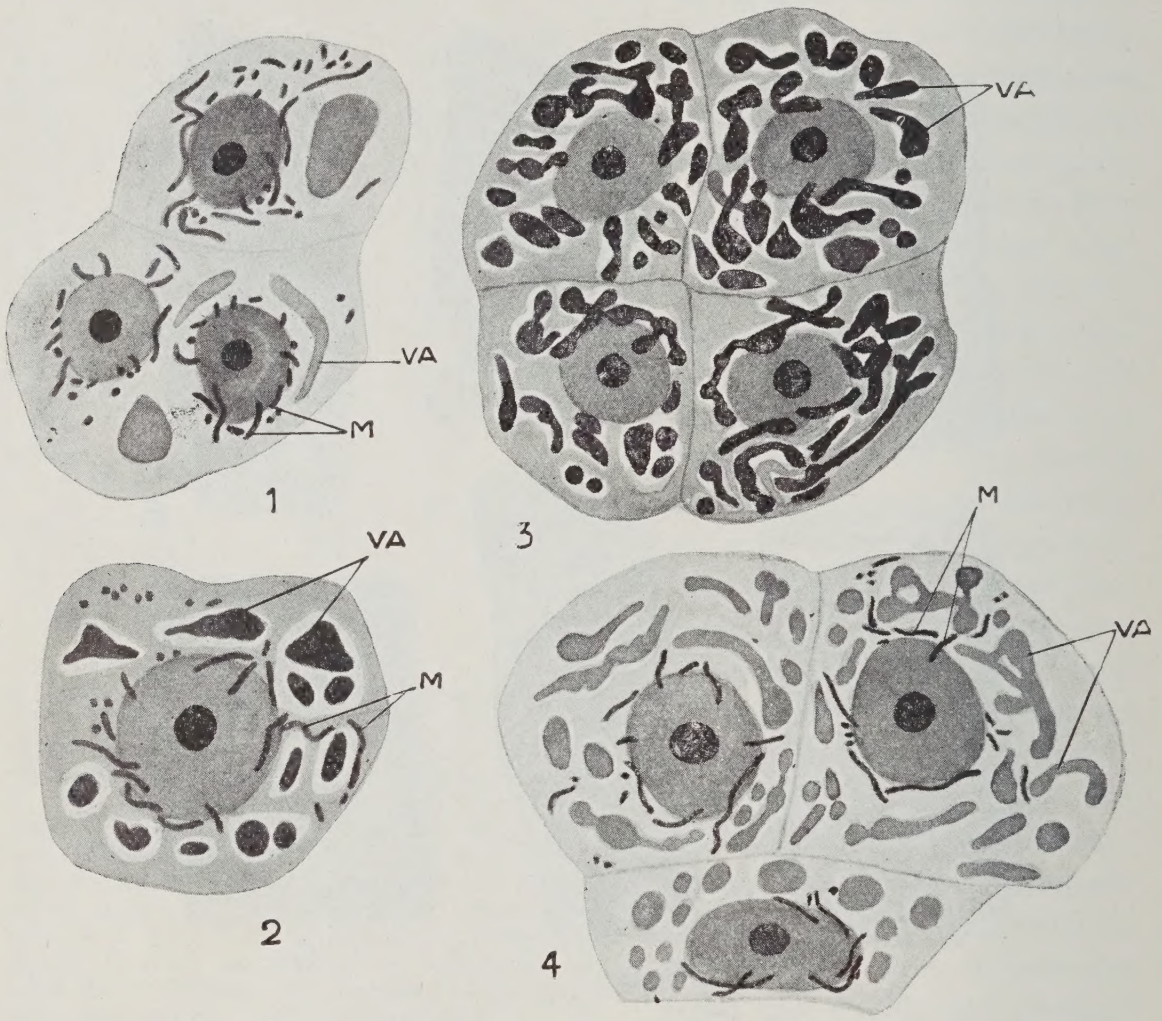


Fig. 167. — Cellules des poils sécréteurs d'essence des folioles jeunes du Noyer. — 1, 2 et 4, cellules fixées et colorées par la méthode de Regaud ; on observe, dans le cytoplasme, des chondriosomes (M), en forme de grains ou de filaments teints en noir par l'hématoxyline, et des vacuoles (VA) ; celles-ci présentent, dans les préparations, une teinte jaune provoquée par l'action du bichromate de potassium sur les tanoïdes qu'elles contiennent. — 3, cellules colorées vitalement par le rouge neutre ; les vacuoles, seules, sont mises en évidence (d'après Guilliermond, 1923).

mais, en ce cas, il se trouve toujours condensé sous l'action des fixateurs, au milieu de la vacuole filamenteuse ou ronde (fig. 166), si bien qu'il n'est pas possible de confondre ces éléments vacuolaires avec les chondriosomes. Il arrive aussi, dans quelques cas, que le contenu colloïdal des grosses vacuoles liquides, résultant de l'hydratation des vacuoles mitochondriformes, montre des corpuscules colorables par les méthodes mitochondriales, corpuscules qui résultent de la précipitation, sous l'influence du fixateur, de leur contenu colloïdal (fig. 166, *6*) : cela se produit lorsque ce contenu est très riche

en colloïdes. Dans tous les cas où les vacuoles renferment des tanoïdes, les vacuoles mitochondriformes apparaissent sous forme de filaments ou de réseau un peu dilatés et colorés en jaune par le bichromate de potassium avec la méthode de Regaud (fig. 167), ou noircis par l'acide osmique avec la méthode de Meves ; les vacuoles liquides montrent elles-mêmes un précipité finement granuleux, ou de gros corpuscules jaunis par le bichromate ou noircis par l'acide osmique, selon la méthode employée. Mais, en général, aucune méthode ne permet de colorer les vacuoles après fixation, exception faite des méthodes à imprégnation argentique ou osmique dont nous parlerons plus loin.

Dans les Champignons et certaines Algues, cependant, nous avons vu que la substance colloïdale des vacuoles, ou métachromatine, insolubilisée et précipitée sous forme de corpuscules par le formol ou l'alcool, se colore énergiquement en rouge par tous les colorants basiques bleus ou violets d'aniline, ainsi que par l'hématéine, et montre tout un ensemble de réactions histochimiques aujourd'hui bien connues et très différentes de celles des chondriosomes.

Il est donc bien établi qu'il n'existe pas la moindre relation entre le chondriome et les vacuoles ; ce sont là deux systèmes indépendants, se superposant dans les cellules. Il n'y a donc, entre les formes jeunes des vacuoles et les chondriosomes, qu'une simple *convergence de formes*. Il semble que cette convergence, qui n'existe, d'ailleurs, que dans certaines phases très limitées de l'évolution des vacuoles, puisse s'expliquer par le fait que celles-ci se trouvent à ce moment dans un état physique voisin de celui des chondriosomes (GUILLIERMOND).

Caractères physiques des vacuoles

Les vacuoles mitochondriformes paraissent avoir, en effet, une consistance semi-fluide, assez semblable à celle des chondriosomes, et être dans un état physique qui les rapproche de ces derniers.

L'observation ultramicroscopique des cellules végétales, faite par GUILLIERMOND, a montré qu'en général, les vacuoles mitochondriformes ne sont pas plus visibles que les chondriosomes. Dans certains cas exceptionnels (dents des jeunes folioles de Rosier), on arrive cependant à les distinguer : elles apparaissent alors optiquement vides et visibles seulement par leur contour faiblement lumineux, c'est-à-dire avec les mêmes caractères que les chondriosomes, quand ils peuvent être distingués.

Les vacuoles liquides provenant de l'hydratation de ces éléments mitochondriformes paraissent également optiquement vides, même dans le cas où elles renferment d'abondantes substances colloïdales (tanoïdes, métachromatine, etc.) et ne se distinguent généralement pas du cytoplasme. Rarement, elles apparaissent, grâce à un contour faiblement lumineux. Certaines cellules permettent cependant de reconnaître leur emplacement. C'est ainsi que, dans les cellules des Levures, il existe, dans le cytoplasme avoisinant la vacuole, de nombreuses gouttelettes lipoïdiques

qui entourent la vacuole ; celles-ci apparaissent très lumineuses à l'ultramicroscope et permettent de reconnaître facilement l'emplacement de la vacuole. Les vacuoles montrent parfois, dans leur intérieur, quelques gra-

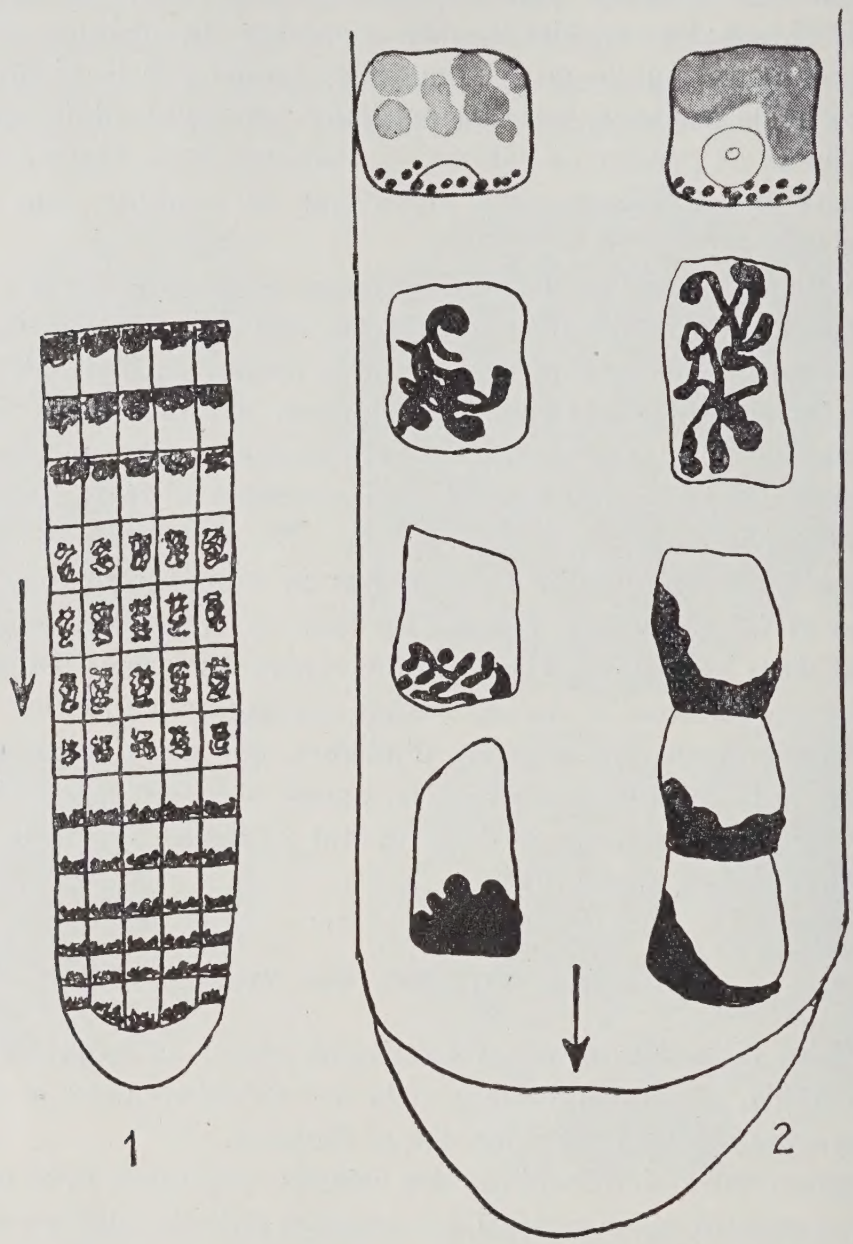


Fig. 168. — Schéma représentant l'effet de la centrifugation sur les vacuoles de la racine d'Orge. — 1. Disposition des vacuoles aux divers niveaux de la pointe d'une racine supposée sectionnée longitudinalement : dans le méristème, sous la coiffe, les vacuoles ont été entraînées dans le sens, indiqué par une flèche, de la force centrifuge ; dans une zone immédiatement supérieure, les vacuoles, de même densité que le cytoplasme, n'ont pas été sensiblement entraînées ; plus haut, enfin, les vacuoles, plus légères que le cytoplasme, ont été déplacées dans une direction contraire à celle de la force centrifuge. — 2, Les mêmes cellules représentées à un fort grossissement (d'après Milovidov, 1930).

nulations fortement éclairées et agitées de mouvements browniens ; mais celles-ci sont toujours visibles à l'éclairage ordinaire et ne sont pas de l'ordre de grandeur des micelles. Il semble donc que la vacuole, dans son état liquide, soit constituée par une solution colloïdale dont les micelles

ne sont pas visibles par suite de leur petitesse, ou parce qu'elles ont une forte liaison avec le milieu intermicellaire. Toutefois, cette solution est très instable et facilement précipitable, comme nous l'avons reconnu en étudiant l'action des colorants vitaux sur les vacuoles.

Les vacuoles filamenteuses paraissent avoir, comme les chondriosomes, un poids spécifique assez semblable à celui du cytoplasme et, souvent même, plus élevé. C'est ainsi qu'Åkerman a constaté, par la centrifugation, que les vacuoles filamenteuses existant, dans certaines conditions, dans les tentacules de *Drosera*, sont plus lourdes que le cytoplasme. H. Clément n'a pas pu obtenir, par le même procédé, le déplacement des vacuoles anthocyaniques filamenteuses des dents des jeunes folioles de Rosiers. Dans un travail tout récent, Milovidov a montré que, dans les cellules les plus jeunes de ces dents, les vacuoles en forme de chondriosomes, constituées par une solution très condensée de tanoïdes et d'anthocyane, se disposent suivant la direction centrifuge et sont, par conséquent, plus lourdes que le cytoplasme. Les grosses vacuoles qui en dérivent, et qui renferment une solution plus diluée de tanoïdes, se disposent, au contraire, suivant la direction opposée, c'est-à-dire centripète et sont plus légères que le cytoplasme. Le même auteur a obtenu des résultats analogues sur la racine d'Orge : dans les cellules de la partie la plus jeune du méristème, les vacuoles sont plus lourdes que le cytoplasme et se déplacent facilement dans la direction de la force centrifuge. Dans les régions situées un peu au-dessus, c'est-à-dire dans la zone de différenciation cellulaire, les vacuoles, déjà hydratées, ont à peu près la même densité que le cytoplasme et ne se déplacent plus. Enfin, dans les régions où les cellules sont différenciées, les vacuoles sont beaucoup plus légères que le cytoplasme et se déplacent dans la direction centripète (fig. 168 et 169).

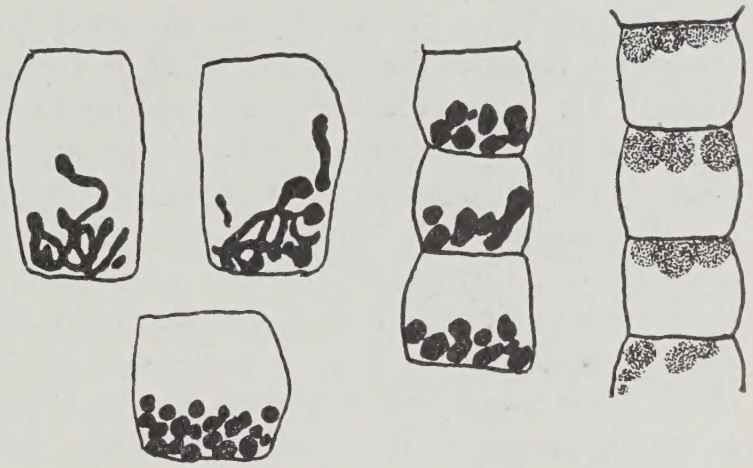


Fig. 169. — Cellules de la racine d'Orge (à gauche, cellules de méristèmes, à vacuoles plus denses que le cytoplasme et entraînées dans le sens de la force centrifuge ; à droite, cellules quelque peu différenciées, à vacuoles fluides, plus légères que le cytoplasme) colorées, *in vivo*, par le rouge neutre, après centrifugation (d'après Milovidov, 1930).

Ainsi, les petites vacuoles présentant des aspects de chondriosomes apparaissent comme des éléments semi-fluides ou, parfois, presque, solides ; elles semblent constituées par un hydrogel. On est, dès lors, conduit à l'idée que l'évolution des vacuoles, décrite plus haut, se réduirait à une imbibition illimitée de petits éléments en forme de grains ou de filaments et à l'état d'hydrogel ; cette imbibition conduirait à la transformation du gel primitif en une solution colloïdale très diluée représentée par la vacuole liquide.

Nature chimique des colloïdes vacuolaires

Les caractères histochimiques des vacuoles, que nous avons énumérés, prouvent que les colloïdes vacuolaires ont une constitution chimique essentiellement variable. Il n'existe donc pas, dans les vacuoles, une substance caractéristique de ces éléments, présente chez tous les êtres vivants, comme c'est le cas pour le cytoplasme, les chondriosomes et le noyau, mais des substances très diverses n'ayant de commun entre elles que leur propriété de fixer les colorants vitaux. Déjà, la seule coloration vitale des vacuoles révèle des différences dans la composition de celles-ci. Ces différences sont peu sensibles avec le rouge neutre, elles le sont davantage avec les colorants bleus, tels que le bleu de crésyl. C'est ainsi, par exemple, que toutes les vacuoles qui renferment de la métachromatine (Champignons, Algues), font virer le bleu de crésyl qui donne à celles-ci une teinte diffuse rougeâtre ou font apparaître dans son intérieur des corpuscules colorés en rouge foncé, phénomène encore difficilement explicable. Dans les cellules des Phanérogames, la coloration des vacuoles est extrêmement variable, selon les cas. Chaque fois qu'elles renferment des composés phénoliques, les vacuoles prennent, avec le bleu de crésyl, une teinte bleue ou bleu verdâtre, caractéristique. Dans certains cas, les vacuoles offrent des teintes tirant sur le rouge. Peut-être, dans ces cas, le virage est-il dû à une certaine alcalinité passagère de la vacuole. Cette métachromasie s'observerait, d'après Pierre Dangeard, surtout dans les vacuoles encore très jeunes (1).

P. A. Dangeard s'est fondé exclusivement sur cette métachromasie que présentent souvent les vacuoles en coloration vitale pour admettre la présence générale de la métachromatine dans les vacuoles. Mais cette métachromasie ne constitue pas un suffisant caractère de la substance nommée métachromatine : celle-ci a été désignée ainsi, exclusivement parce qu'elle fait virer au rouge, *après fixation*, tous les colorants bleus ou violets. Or, ce phénomène, d'ailleurs encore inexpliqué, n'a aucune relation avec la métachromasie obtenue par une coloration vitale.

On ne peut donc rapporter, comme l'a fait P. A. Dangeard, le contenu colloïdal des vacuoles à une même substance qui correspondrait à la métachromatine des Champignons, ainsi nommée en raison de la métachromasie qu'elle présente après fixation et non en coloration vitale.

En général, les colloïdes vacuolaires paraissent être, dans les Végétaux

1. Les chimistes physiciens ont montré que le bleu de crésyl, en dissolution dans l'eau pure, présente un seul virage : il devient *orangé* pour $pH = 11{,}2$. Ce virage, très alcalin, n'est jamais observé au niveau des vacuoles. Mais les solutions de bleu de crésyl dans l'eau additionnée de matières colloïdales (silicate de sodium, dextrine, protéides divers) ou même de sucres (saccharose) virent au violet et au rose pour un pH alcalin qui n'a pas été déterminé avec précision, mais paraît être inférieur à 11,2 ; ces conditions se rapprochent peut-être de celles qui sont réalisées dans certaines vacuoles (Mangenot et Mlle Laurent, observations inédites). Mais le problème de la signification des virages du bleu de crésyl est extrêmement complexe et n'est pas susceptible d'une solution unique ; on peut indiquer, par exemple, entre autres causes de complications, que certains acides (acides chlorhydrique, oxalique) déterminent également un virage au violet des dissolutions de bleu de crésyl ; on a, enfin, cru pouvoir attribuer certains virages au violet à un début de réduction.

supérieurs, des substances protéiques souvent associées ou combinées à des tanoïdes et, peut-être, à des mucilages. Dans les Algues, ils semblent également se rattacher à des protéides et à des tanoïdes, mais on y trouve souvent aussi de la métachromatine, substance dont la constitution chimique est encore mal déterminée, que l'on suppose être une combinaison d'acide nucléique avec une base inconnue, mais dont les caractères histochimiques bien établis permettent facilement de la reconnaître (Cf. p. 617). Cette même substance se rencontre en grande abondance dans presque tous les Champignons ainsi que dans beaucoup d'Algues et de Bactéries.

Transformation des vacuoles en grains d'aleurone

Si l'on observe, à l'aide de colorants vitaux, les vacuoles d'une partie quelconque de l'embryon ou de l'albumen, pendant la maturation de la graine, on y trouve des vacuoles liquides plus ou moins grandes, selon le type et l'état de développement des cellules, et dans lesquelles le rouge neutre détermine la précipitation des colloïdes sous forme de corpuscules fortement colorés. Dans les périodes qui précèdent immédiatement la maturation, c'est-à-dire au moment où la graine se déshydrate, on constate que ces vacuoles ont une tendance à se morceler, et qu'en même temps, elles perdent leur eau et deviennent de plus en plus petites et de moins en moins fluides. Elles se colorent d'une manière homogène et intense et prennent peu à peu une consistance semi-fluide. Souvent, à ce moment, elles affectent des formes filamenteuses et réticulaires, analogues à celles que l'on constate dans les méristèmes. A un stade ultérieur, lorsque la graine est parvenue à maturité et passe à l'état de vie ralentie, les vacuoles semi-fluides, par une déshydratation plus forte, prennent l'aspect de corpuscules sphériques, solides, très réfringents que l'on peut expulser hors de la cellule par écrasement et qui ne prennent plus les colorants vitaux qu'après gonflement préalable dans l'eau. Les vacuoles sont alors transformées, comme l'a, pour la première fois, constaté Wakker (1888), en corpuscules arrondis, de nature protéique, de dimensions variables, très gros dans certaines cellules, très petits dans d'autres, qu'on appelle *grains d'aleurone* (Hartig, 1885) et qui résultent de la solidification des protéides contenus à l'état de solution dans la vacuole, par suite de la perte de son eau. Ces protéides se sont ainsi substitués à la vacuole. Mais, souvent, les grains d'aleurone ont une structure plus complexe et, un peu avant la maturation, une partie des protéides contenus dans le suc vacuolaire se dépose sous forme d'un cristal, nommé *cristalloïde* (1) : celui-ci apparaît incolore au sein

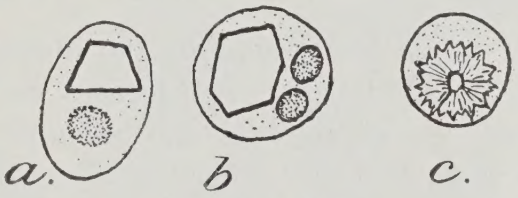


Fig. 170. — Grains d'aleurone. — *a* et *b* : du Ricin, avec un cristalloïde et un ou deux globoïdes. — *c* : d'*Œnanthe Phellandrium*, avec un sphérocristal d'oxalate de calcium (d'après Belzung, 1901).

1. Ce nom de cristalloïde a été donné à ces cristaux en raison de leurs formes moins régulières que celles des cristaux ordinaires et de leurs propriétés de se gonfler dans

du suc vacuolaire coloré par le rouge neutre ; en outre, on peut voir se déposer également un ou plusieurs corps globuleux, également incolores, désignés sous le nom de *globoïdes*, et formés d'une combinaison de chaux et de magnésie avec un hexaphosphate d'inositol. Dans les grains d'aleurone de certaines plantes, enfin, se déposent des cristaux d'oxalate de calcium. Le grain d'aleurone une fois solidifié apparaît donc comme un corpuscule formé d'une matière protéique amorphe pouvant renfermer, à son intérieur un cristalloïde protéique, des globoïdes et, parfois, de l'oxalate de chaux (fig. 170 ; Cf. aussi p. 614).

Dans les préparations traitées par les méthodes mitochondriales, les vacuoles de l'albumen et de l'embryon apparaissent d'abord comme de grandes (fig. 171, *1* et *2*), puis de petites cavités incolores ; à une période plus rapprochée de la maturation, elles montrent, dans leur intérieur, de nombreux petits corpuscules fortement colorés qui résultent de la précipitation par le fixateur de la solution colloïdale de la vacuole. On y voit ensuite apparaître le cristalloïde fortement coloré et les globoïdes incolores (fig. 171, *3*) ; et, enfin, lorsque la graine est parvenue à l'état de maturité, les grains d'aleurone tout entiers se colorent d'une manière intense (fig. 171, *6*). Ils apparaissent alors sous forme de corpuscules de diverses dimensions et fortement colorés, avec parfois, dans leur intérieur, une ou plusieurs petites sphères incolores correspondant aux globoïdes.

Lors de la germination, au moment où la graine s'hydrate de nouveau, les grains d'aleurone absorbent de l'eau, prennent une consistance semi-fluide et ont souvent une tendance à s'allonger en filaments qui peuvent s'anastomoser et former des réseaux (fig. 172). C'est là l'origine des éléments en forme de chondriosomes que l'on observe dans les méristèmes des plantules. Dès le début de leur hydratation, ils se colorent d'une manière intense et homogène par ces colorants vitaux, laissant cependant apercevoir en leur sein, sous forme de corps incolores, les cristalloïdes protéiques et les globoïdes, si ceux-ci existent. Dans la suite, par une hydratation de plus en plus forte, les vacuoles filamenteuses et réticulaires semi-fluides se dissocient et prennent l'aspect de petites vacuoles rondes et liquides qui se gonflent, se fusionnent les unes avec les autres et dans lesquelles les colorants vitaux déterminent la précipitation de nombreux précipités fortement colorés. Le cristalloïde et les globoïdes se dissolvent peu à peu dans cette phase. Avec les techniques mitochondriales, les formes réticulaires ou filamenteuses du début de la germination montrent un contenu protéique fortement coloré et condensé sous forme de filaments ou de grains entourés d'une zone claire. Les vacuoles rondes ou liquides qui leur suc-

l'eau. On sait aujourd'hui que plusieurs matières protéiques dans un état très pur ont été obtenues en forme de cristaux (certains protéides végétaux — zéine du Maïs — et des protéides animaux, comme l'ovalbumine, la sérum-albumine et les hémoglobines). Ces cristaux présentent toutes les propriétés des cristaux ; mais ils sont susceptibles de gonfler par imbibition d'eau en altérant leurs formes et leurs angles. Les cristaux de ces substances protéiques se comportent comme des gelées qui auraient acquis une symétrie moléculaire.

cèdent montrent encore des corpuscules colorés, mais ceux-ci deviennent de moins en moins abondants, au fur et à mesure que les vacuoles s'hydra-

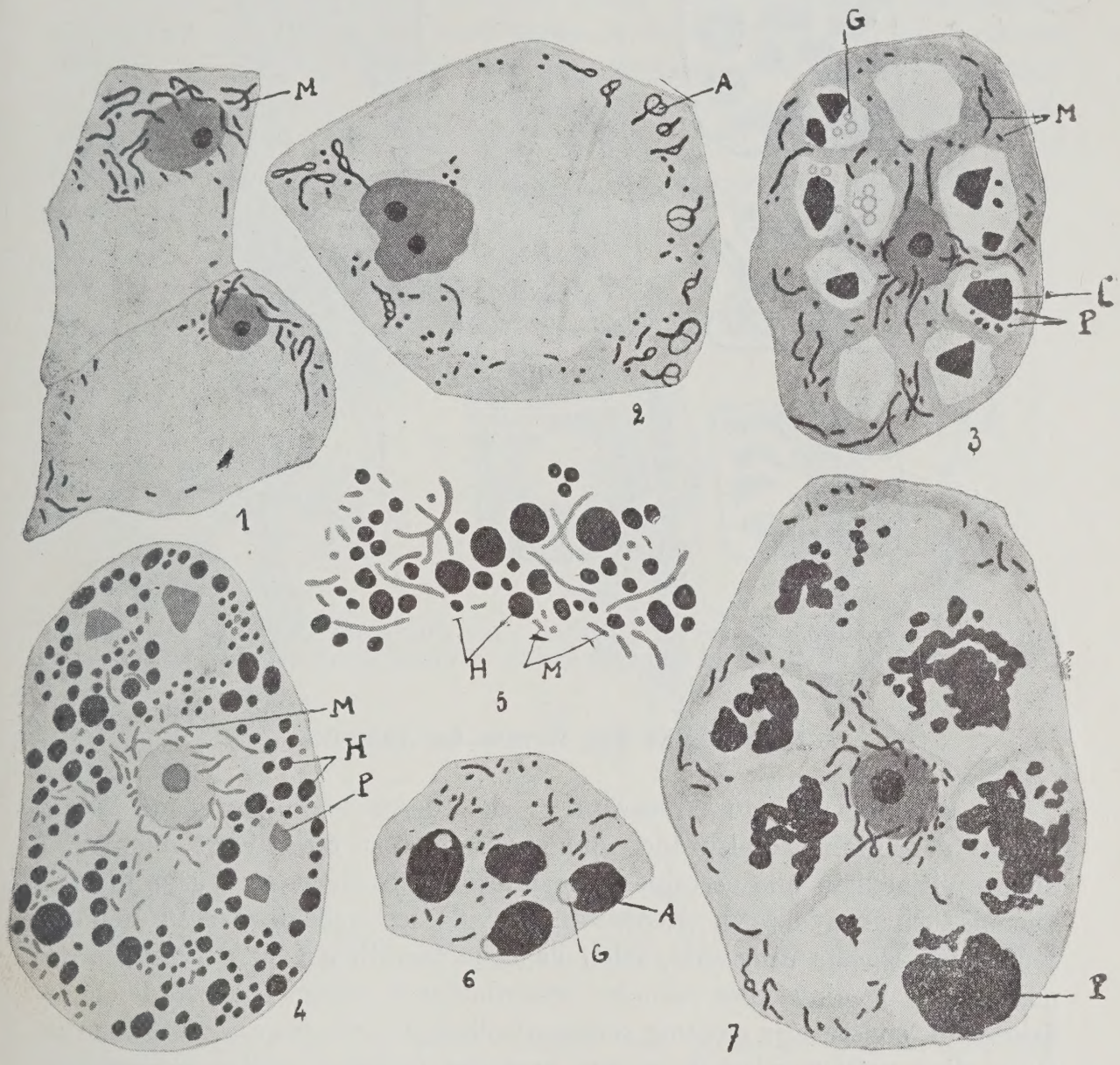


FIG. 171. — Cellules de l'albumen du Ricin. — 1, Cellules d'un albumen très jeune, bien avant la maturation, contenant une grosse vacuole ; — 2, stade ultérieur : formation d'amidon (A) aux dépens de chondriocontes. — 3, *id*, immédiatement avant la maturation ; les grains d'amidon sont résorbés ; la vacuole est fragmentée en un assez grand nombre de petits éléments dans lesquels se déposent un cristalloïde protéique, *c*, des globoïdes, G et des précipités de protéide, P ; M : chondriosomes. — 4, *id.*, après traitement par la méthode de Meves (comportant une fixation dans un liquide osmié révélant les graisses) : la cellule contient un grand nombre de globules huileux, H, noircis par l'acide osmique ; P, cristalloïdes de protéide ; M, chondriosomes. — 5, détail de la même cellule, figuré à un très fort grossissement. — 6, Cellule de l'albumen dans une graine mûre à l'état de vie ralentie : A, grains d'aleurone ; G, globoïdes. — 7, Cellule de l'albumen pendant la germination : P, grains d'aleurone en voie de dissolution (fig. 1, 2, 3, 6, 7. Méthode de Regaud ; fig. 4 et 5, méthode de Meves ; d'après GUILLIERMOND, 1922).

tent et, finalement, dans les plus grosses vacuoles, on ne trouve plus aucun contenu coloré.

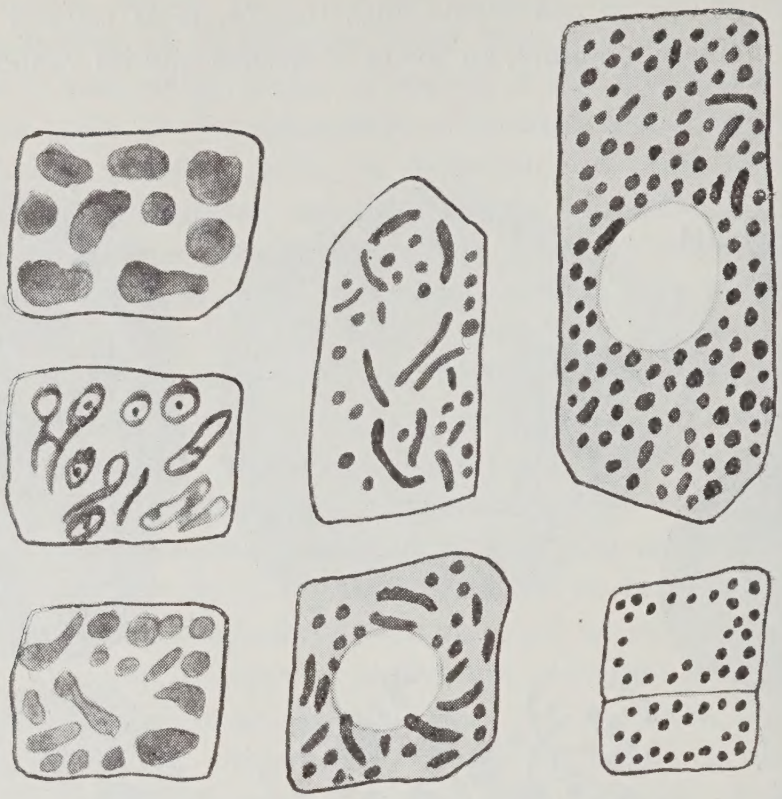


FIG. 172. — Premières phases du gonflement des grains d'aleurone dans la radicule de Pois (Coloration vitale au rouge neutre ; d'après GUILLIERMOND, 1924).

Réversibilité des formes des vacuoles

Les travaux de GUILLIERMOND et de Pierre DANGEARD sur l'évolution des grains d'aleurone, que nous venons d'analyser, montrent donc qu'il existe une certaine réversibilité entre les deux aspects des vacuoles. Nous avons vu précédemment que les vacuoles se présentent sous deux aspects différents, selon l'âge de la cellule : 1° sous forme de nombreuses et minuscules vacuoles, semi-fluides et offrant l'aspect de chondriosomes, constituées par une solution colloïdale très concentrée ; 2° sous forme d'un petit nombre de grosses vacuoles liquides, rondes, renfermant toujours des colloïdes, mais à l'état de solution très diluée, c'est-à-dire de vacuoles correspondant à la définition classique. Ces vacuoles, qui résultent de l'hydratation et de la confluence des éléments mitochondriformes, peuvent souvent se fusionner pour constituer une unique et énorme vacuole. Le premier aspect se rencontre dans les cellules embryonnaires et le second est celui que présentent la plupart des cellules adultes. Mais si une déshydratation très forte se produit dans les cellules, les vacuoles sphériques et liquides peuvent perdre leur eau, se morceler en petites vacuoles dans lesquelles les colloïdes deviennent de plus en plus concentrés et qui reprennent une consistance semi-fluide et des aspects de chondriosomes. Une déshydratation plus complète amène, enfin, la transformation de ces vacuoles semi-fluides en corpuscules solides (grains d'aleurone), par solidification de leurs colloïdes. Enfin, ces grains d'aleurone,

par une nouvelle hydratation, sont susceptibles, ensuite, de reprendre la consistance semi-fluide et l'aspect de chondriosomes, puis de redonner, de nouveau, des vacuoles sphériques et liquides.

L'aspect filamenteux des vacuoles paraît donc lié, comme l'a montré Guilliermond, à leur état semi-fluide. A l'état semi-fluide, les vacuoles sont, le plus souvent, filamenteuses ou réticulaires et se colorent uniformément et d'une manière intense par les colorants vitaux ; elles paraissent, comme on l'a dit, constituer un hydrogel. A l'état liquide, elles ne se colorent plus que très faiblement par les colorants vitaux qui déter-

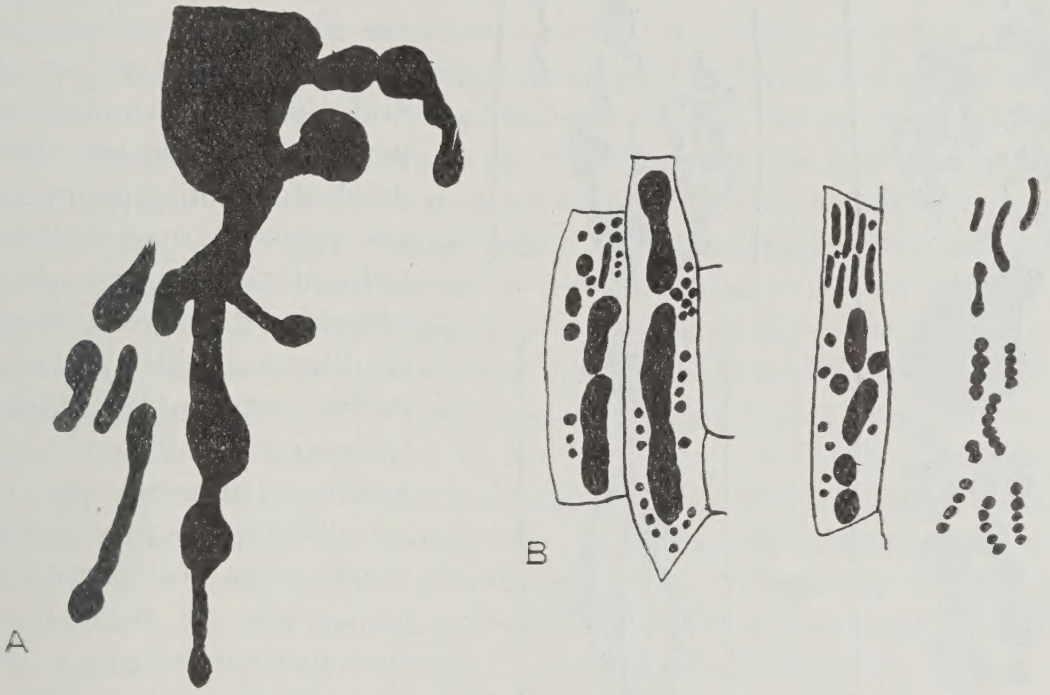


Fig. 173. — A. Bourgeonnement de la vacuole d'une cellule épidermique de Tulipe, puis transformation des bourgeons en vacuoles semi-fluides et filamenteuses, au cours de la plasmolyse (d'après Guilliermond, 1919). — B. Phénomènes d'agrégation dans un tentacule de *Drosera rotundifolia* (d'après de Vries, 1886).

minent la précipitation de leurs colloïdes sous forme de granulations fortement colorées et animées de mouvements browniens ; elles constituent alors des gouttes d'une véritable solution colloïdale. A l'état solide, elles se présentent sous forme de corpuscules globuleux qui ne fixent plus les colorants vitaux, mais, par contre, se colorent toujours après fixation. Les vacuoles peuvent donc, selon les conditions d'hydratation ou de déshydratation des cellules, passer de l'un à l'autre de ces états.

Cette réversibilité a, d'ailleurs, été obtenue expérimentalement, dans diverses cellules, entre autres dans les cellules épidermiques des pétales d'une variété rouge de Tulipe. Dans la fleur ouverte, ces cellules renferment une seule vacuole, occupant presque tout le volume de la cellule et contenant une solution de pigment anthocyanique. Cette vacuole dérive de la fusion de petites vacuoles, semi-fluides et en forme de chondriosomes, que l'on peut observer dans les cellules épidermiques des pétales d'un bouton floral (P. A. Dangeard). Or, en plasmolysant par une

solution fortement hypertonique des cellules épidermiques adultes renfermant une unique et très grosse vacuole, GUILLIERMOND a constaté que celle-ci, en se déshydratant, peut se morceler en petites vacuoles qui deviennent semi-fluides et prennent des formes granuleuses, filamenteuses et réticulaires, semblables à celles qu'on observe dans les cellules très jeunes (fig. 173, A et fig. 174). Des résultats analogues ont étés obtenus dans les Saprolégniacées.

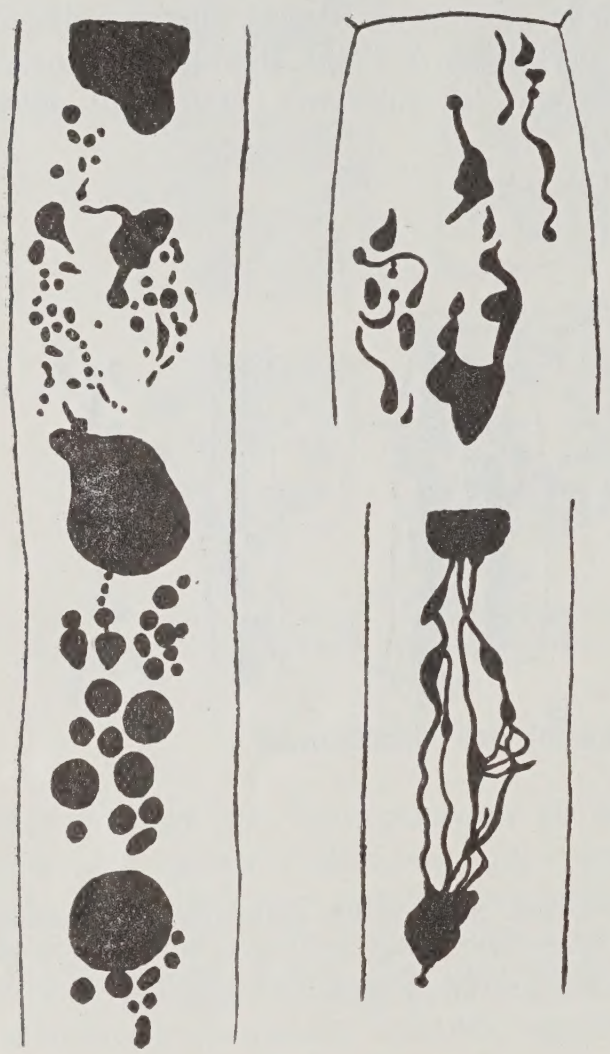


FIG. 174. — Pulvérisation, par plasmolyse, de la vacuole d'une cellule épidermique de Tulipe : apparition de vacuoles filamenteuses et réticulées (d'après GUILLIERMOND, 1926).

Si l'on analyse de plus près ces changements d'aspect des vacuoles, consistant en l'hydratation et la confluence de petites vacuoles aux formes de chondriosomes en une seule très grosse et, inversement, en la fragmentation, sorte de pulvérisation de la grosse vacuole, en d'innombrables petites vacuoles semi-fluides, filamenteuses ou granuleuses, on est amené à admettre que, dans ces phénomènes, les vacuoles n'ont qu'un rôle passif : leur contraction et leur division sont provoquées par le degré d'imbibition du cytoplasme déterminant des mouvements de celui-ci, qui se répercutent sur les vacuoles. Le cytoplasme, sous certaines influences, peut extraire, par imbibition, une partie de l'eau contenue dans la vacuole et se gonfle. Ce gonflement est traduit alors par des mouvements du cytoplasme, notamment par l'émission, dans la vacuole, de prolongements lamelleux qui finissent par cloisonner celle-ci en multiples vacuoles lesquelles, en perdant progressivement leur eau, prendraient une consistance très visqueuse et des aspect de chondriosomes. Inversement, le cytoplasme serait capable de restituer une partie de son eau d'imbibition aux vacuoles, déterminant une hydratation et une augmentation de volume de celles-ci qui, alors, se fusionneraient en une seule grosse goutte.

Ce sont des phénomènes de cet ordre qui doivent se produire au début de la maturation de la graine ou pendant la plasmolyse ; une partie de

l'eau de la vacuole passe dans le cytoplasme et doit déterminer son gonflement auquel on peut attribuer la fragmentation des vacuoles, puis ce n'est qu'ensuite que le cytoplasme cède à son tour son eau à l'extérieur. Dans la germination, au contraire, la vacuole absorbe l'eau accumulée d'abord dans le cytoplasme et celui-ci, se déshydratant, les vacuoles se gonflent et se fusionnent de nouveau pour constituer une seule grosse vacuole. Cette manière de voir paraît d'ailleurs confirmée par le fait constaté que la viscosité du cytoplasme augmente à mesure que la plante vieillit, c'est-à-dire corrélativement avec le développement de la vacuole qui finit par occuper la presque totalité des cellules.

Cette réversibilité des formes des vacuoles est à rapprocher d'un phénomène remarquable, depuis longtemps décrit par Ch. Darwin dans les tentacules des feuilles de *Drosera rotundifolia* et désigné par ce savant sous le nom *d'agrégation* (1). En étudiant les modifications qui surviennent dans les pédoncules tentaculaires à la suite de l'excitation produite par un Insecte, Darwin a vu, dans chaque cellule, le cytoplasme, coloré uniformément en rouge avant l'excitation, se résoudre bientôt en un agrégat de corpuscules vivement colorés, offrant des aspects de grains, de massues, de bâtonnets ou de filaments, animés de mouvements amiboïdes. L'étude de ce phénomène, reprise par divers auteurs, en particulier par Gardiner, Hugo de Vries, Gœbel, etc., a montré qu'en réalité le phénomène observé par Darwin consiste en une fragmentation multiple de la vacuole et non du cytoplasme. Les cellules des tentacules renferment une unique et très grosse vacuole remplie d'anthocyane. Au moment de l'excitation, cette vacuole subit une sorte de pulvérisation : elle se fragmente en un très grand nombre de petites vacuoles affectant des formes de grains, de bâtonnets ou de filaments ; aussitôt après l'excitation, les minuscules et multiples vacuoles, résultant de cette fragmentation, se fusionnent pour constituer de nouveau une unique et très grosse vacuole : la cellule revient ainsi à son état initial. C'est donc un phénomène tout à fait comparable à celui que l'on constate pendant la formation de l'aleurone et au cours de la plamolyse. Les recherches d'Åkerman ont montré que ce phénomène consiste en une modification de volume de la vacuole consécutive à une forte imbibition du cytoplasme. Le résultat est une fragmentation de la vacuole, fragmentation provoquée par le gonflement du cytoplasme et, en même temps, une augmentation de la pression osmotique : celle-ci augmente de 5 atmosphères. La centrifugation a montré,

1. Il y a lieu de distinguer ces phénomènes, d'ailleurs improprement désignés sous le nom d'agrégation, des phénomènes décrits, sous ce même nom, par Loew et Bokorny. Ces auteurs, en traitant des cellules vivantes par diverses substances : alcaloïdes, acides aminés, nitrate d'argent, etc..., ont prétendu obtenir la séparation de la partie active du cytoplasme sous forme de sphérules auxquelles, ils ont donné le nom de *protéosomes*. En replaçant les cellules dans de l'eau pure, ces protéosomes se dissolvent rapidement. Loew et Bokorny ont assimilé ce phénomène à l'agrégation dans les tentacules de *Drosera*. Il a été prouvé par Pfeffer, Mangenot, etc., que le phénomène observé par ces auteurs n'a rien de comparable à l'agrégation et consiste simplement en la précipitation de colloïdes vacuolaires. C'est le même phénomène qui se produit dans les vacuoles sous l'influence des colorants vitaux et l'on retrouve ici la confusion déjà commise par Pensa à propos de l'origine de l'anthocyane (Cf. pp. 297-299).

comme nous l'avons vu, que dans la cellule excitée, les vacuoles sont plus denses que le cytoplasme et qu'inversement, dans la cellule au repos, c'est le cytoplasme qui est plus dense que la vacuole.

L'étude de ces phénomènes a été reprise récemment par DUFRENOY, et HOMES sur les *Drosera*, par QUINTANILHA et par MANGENOT sur *Drosophyllum lusitanicum*, c'est-à-dire sur une plante dont les tentacules sont immobiles et digèrent avec une très grande activité ; ces divers travaux ont permis de préciser, mieux qu'on n'avait pu le faire jusqu'alors, les conditions du processus d'aggrégation. Il faut distinguer, dans les tentacules de *Drosophyllum* et des *Drosera*, deux sortes de cellules, physiologiquement distinctes. 1° Celles qui recouvrent la partie supérieure de la tête du tentacule sont *excrétrices* : elles excrètent le liquide complexe et visqueux qui perle à l'extrémité de chaque tentacule ; ces cellules possèdent, en dehors des périodes de digestion, un ensemble de petites vacuoles, filamenteuses ou granuleuses (QUINTANILHA, DUFRÉNOY, HOMÈS, MANGENOT) : dispositif sans doute en rapport avec la perte d'eau dont ces cellules sont alors le siège; on peut, d'ailleurs, observer des variations analogues dans la disposition des vacuoles au sein des cellules des glandes excrétrices d'autres plantes (*Pinguicula*, *Saxifraga tridactylites*, etc...). 2° Les cellules qui constituent les parties inférieures de la tête du tentacule et le pédicelle de celui-ci ; chacune de ces cellules contient, en dehors des périodes de digestion, une grande vacuole fluide, colorée en rouge par de l'anthocyane ; pendant les périodes de digestion, cette grande vacuole se trouve pulvérisée en un grand nombre de petits éléments, globuleux ou filamenteux (DUFRENOY, MANGENOT), colorés en gris violacé (1) ; les petites vacuoles filamenteuses sont orientées parallèlement au grand axe des cellules, tandis que les petites vacuoles globuleuses sont accumulées contre les parois proximales des cellules (MANGENOT) : cette disposition polarisée, d'autant plus accusée que la digestion est plus active, indique nettement que ces cellules sont traversées par un flux de matériaux provenant de la protéolyse au niveau de l'extrémité des tentacules (fig. 175). Ainsi, l'état d'« agrégation » des vacuoles, c'est-à-dire leur existence à l'état dispersé, paraît correspondre à des conditions physiologiques différentes : à une secrétion dans les cellules qui tapissent l'extrémité du tentacule ; à une absorption dans les cellules du pédicelle ; mais ces deux processus impliquent, l'un et l'autre, le passage d'un courant à travers les cellules.

Or, d'après les recherches de MANGENOT, THOMAS, Mlle PY, ces faits présenteraient peut-être une grande généralité et, partout, la sécrétion et l'absorption de matières dissoutes dans l'eau se traduiraient par des

1. Les vacuoles des tentacules de *Drosera* et de *Drosophyllum* virent, en effet, pendant l'agrégation, du rouge au violacé sombre ; ce phénomène, un des traits les plus saillants des processus de la digestion chez ces plantes, est accompagné, au moins chez *Drosophyllum*, dans les cellules profondes des glandes sessiles et de la tête des tentacules, de l'apparition de « concrétions noires » décrites par FRANÇÉ. QUINTANILHA, le premier, a montré que ces concrétions sont des précipités vacuolaires. La signification de tous ces aspects est encore mal connue ; sans doute s'agit-il d'une réaction des produits absorbés sur le contenu des vacuoles.

images cytologiques analogues : de petites vacuoles, filamenteuses ou granuleuses, plus ou moins nettement polarisées. Il est remarquable, en effet, de constater que, dans toutes les cellules conductrices de sève élaborée des Végétaux inférieurs (Rhodophycées, Laminariales, Fucales), les vacuoles sont à l'état de très petits globules, polarisés contre une des parois, ou contre les deux parois transversales, et parfois alignés en files longitudinales suivant le grand axe de la cellule (MANGENOT), que, dans les cellules nourricières du pollen des Angiospermes, existe souvent un dispositif analogue, comportant, notamment, de petites vacuoles polarisées contre la paroi limitant la cavité pollinique (THOMAS, Mlle PY) ; enfin, cette disposition, constatée encore, chez les Végétaux, dans les cellules en bordure de zones nécrosées, en voie de résorption (MANGENOT), n'est pas sans rappeler beaucoup celle que l'on constate si généralement dans les cellules glandulaires des Animaux. Le rapprochement de tous ces faits s'impose, sans qu'il soit possible encore de rendre compte, dans tous les détails, de ces dispositifs vacuolaires.

Il est, enfin, un phénomène que l'on peut envisager dans ce paragraphe consacré à la plasticité morphologique des vacuoles : c'est celui de *l'instabilité constante des formes* de ces éléments. L'observation d'un *Saprolegnia*, sous le microscope, en cellule de Van Tieghem et Le Monnier, dans un

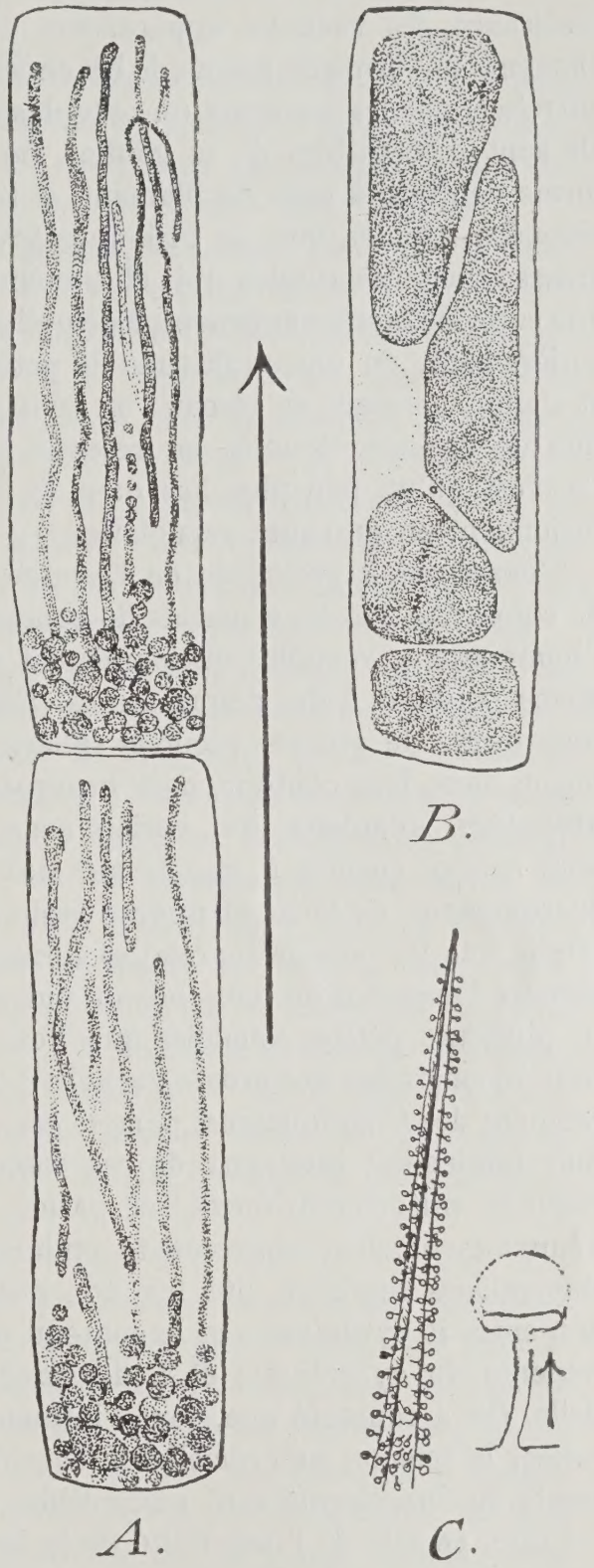


FIG. 175. — A et B, Cellules épidermiques du pédicelle d'un tentacule de *Drosophyllum lusitanicum* (les vacuoles sont figurées en gris, et la flèche indique la direction de la tête glandulaire). — A, pendant la digestion d'une particule protéique. — B, en dehors des périodes de digestion. — C, extrémité d'une feuille de *Drosophyllum* (feuilles en forme d'alènes) montrant la disposition des tentacules. — A côté est figurée, grossie, une glande isolée : on distingue nettement le pédicelle et le plateau glandulaire, surmonté d'une goutte de sécrétion. La flèche est dirigée comme en A et B (d'après MANGENOT, 1930).

milieu nutritif additionné de rouge neutre, permet de constater ce phénomène dans d'excellentes conditions. Dans les extrémités des filaments en voie de croissance, les vacuoles apparaissent généralement comme de minuscules éléments en forme de grains, de bâtonnets ou de filaments. Ces éléments sont entraînés par les courants du cytoplasme qui les déforment constamment. Ils sont susceptibles de se gonfler, de se contracter (1), de passer de la forme de grain à celle de filament, et inversement, en l'espace de quelques secondes. On les voit se fusionner brusquement pour constituer d'assez grosses vacuoles rondes qui, elles-mêmes, peuvent donner naissance, par une sorte de bourgeonnement, à de petites vacuoles ou se pulvériser, chacune entièrement, en une multitude de petits éléments, qui s'allongent ensuite et s'amastomosent en réseau ; on constate donc, ici encore, la transformation de grosses vacuoles en réseaux ou inversement (Mlle Cassaigne). Ce n'est qu'un peu plus bas, dans le filament, que toutes ces vacuoles se fusionnent en un canal vacuolaire.

L'observation prolongée de Levures, en voie de croissance, sans l'aide de coloration vitale, a permis de constater que les grosses vacuoles de ces Champignons, vacuoles qui paraissent assez stables, sont cependant elles-mêmes sujettes à des déformations. Elles peuvent rester très longtemps sous forme de grosses vacuoles sphériques, sans subir la moindre modification dans leur contour, puis brusquement, elles prennent des contours irréguliers, anguleux, qui varient sans cesse, se contractent ou se dilatent, pour revenir ensuite à une forme stable. Souvent, on les voit émettre brusquement de longs et minces prolongements, qui se rétractent ensuite, tandis que la vacuole reprend sa forme sphérique. La vacuole peut, enfin, prendre l'aspect d'un long boyau qui s'étrangle ensuite et se fragmente en plusieurs petites vacuoles que l'on voit enfin se fusionner à nouveau pour reconstituer une grosse vacuole. L'observation ultramicroscopique des vacuoles des Champignons, dans le cas où elle est possible, grâce à un contour faiblement lumineux de ces éléments, a montré également que les vacuoles mitochondriformes et parfois même, les grosses vacuoles offrent fréquemment des mouvements ondulatoires lents de leur contour. Ces phénomènes semblent dûs ici, non seulement à des différences d'imbibition entre le cytoplasme et le contenu des vacuoles, mais encore aux mouvements du cytoplasme et à des modifications dans la tension superficielle. On a constaté que, sous l'influence des substances susceptibles d'abaisser la tension superficielle du cytoplasme, de grosses vacuoles des filaments de *Saprolegnia* sont susceptibles de se transformer en réseau.

Enfin, ce fait de l'instabilité de la limite réciproque des vacuoles et du cytoplasme n'a pas été observé seulement chez les Phanérogames et les Champignons ; Chadefaud, surtout, en a parfaitement décrit de nombreuses manifestations chez des Flagellés (*Monas*) et des Algues très diverses (*Microspora*, *Œdogonium*, *Spirogyra*, *Dictyopteris* et autres Phéophycées).

1. Ce sont sans doute ces contractions qui ont amené Lloyd à décrire, dans les Spirogyres, une catégorie spéciale de vacuoles, les *vacuoles contractiles*, qui se distingueraient des vacuoles contractiles proprement dites auxquelles cet auteur réserve le terme de *vacuoles pulsatiles*, par le fait qu'elles n'ont pas de mouvement rythmique.

Origine des vacuoles.

Il a été démontré, par l'ensemble des travaux récents que nous venons d'exposer, que les vacuoles sont constamment présentes dans les cellules, tout en présentant souvent, suivant les conditions physiologiques des cellules, des aspects divers. Il n'y a donc pas de cellules sans vacuoles.

A la suite de ses recherches sur les grains d'aleurone, Pierre DANGEARD a été conduit à se rallier à la théorie de DE VRIES et WENT et à admettre que les vacuoles ne naissent jamais *de novo*, mais proviennent toujours de la division de vacuoles préexistantes et se transmettent, par division, de cellules en cellules. Toutefois, ce n'est pas la vacuole elle-même qui se transmettrait, mais la métachromatine, que P. A. DANGEARD et Pierre DANGEARD admettent être la substance constitutive universelle de leur « vacuome ». Celle-ci subsisterait à l'état solide, après la disparition de la vacuole, dans la graine ainsi que dans les spores des Champignons, et, en s'hydratant de nouveau, à la germination, reformerait des vacuoles.

En réalité, étudier l'origine des vacuoles est très difficile, en raison du grand nombre et de la petite taille de ces éléments dans les cellules embryonnaires. On sait, d'après ce qui a été dit plus haut, que les vacuoles se divisent et se fragmentent, comme l'admet DE VRIES. On a constaté, d'autre part, que les vacuoles peuvent se répartir entre les cellules-filles pendant la mitose ; mais, ni ce fait, ni celui de leur persistance, sous forme de grains d'aleurone, dans la graine et de leur transmission dans la plantule ne prouvent que les vacuoles ne peuvent naître *de novo*. D'autre part, les faits concernant l'extrême instabilité de forme des vacuoles qui peuvent, en l'espace de quelques instants, produire, par une sorte de bourgeonnement, de petites vacuoles, ou se pulvériser entièrement en minuscules éléments, susceptibles de se fusionner de nouveau bientôt après, ne permettent guère de considérer les vacuoles comme des individualités permanentes, incapables de se former *de novo*.

Certains Champignons sont très favorables à l'étude de l'origine des vacuoles. Or, dans certaines moisissures (*Penicillium glaucum*, par exemple), GUILLIERMOND a pu constater, à l'aide de colorations vitales, des phénomènes qui tendent à prouver que les vacuoles se forment *de novo*. Il a montré que, dans la ramification des filaments, le rameau encore très jeune ne renferme d'abord aucune vacuole ; puis ce n'est que lorsqu'il a acquis une certaine longueur qu'on voit apparaître, dans son cytoplasme, de très petites vacuoles rondes, fortement colorables par le rouge neutre, sans relation avec les grosses vacuoles qui se trouvent dans le filament qui a donné naissance au rameau (fig. 176, *1* et *2*). Celles-ci se présentent, au contraire, sous forme de grosses vacuoles dans lesquelles le rouge neutre détermine la précipitation de nombreux corpuscules métachromatiques. Souvent même, le rameau prend naissance dans une région dépourvue de vacuole et il n'est pas possible de faire dériver les petites vacuoles du rameau des grosses vacuoles dont il provient.

Au fur et à mesure que le rameau s'allonge, on voit, d'ailleurs, se former de petites vacuoles à son extrémité, tandis que les vacuoles de sa base se gonflent et se fusionnent ensemble pour former de grosses vacuoles. Des constatations analogues ont été faites pendant la formation des conidies du même Champignon et pendant la ramification de l'*Oidium lactis*, (fig. 177). Guilliermond a observé également le même phénomène pendant le bourgeonnement des Levures (fig. 176, *3*) : le bourgeon prend naissance, parfois, à l'extrémité opposée du pôle de la cellule-mère où se trouve placée la vacuole ; or, il ne renferme au début aucune vacuole et ce n'est qu'après avoir acquis un certain développement qu'on voit se produire, dans son cytoplasme, une ou plusieurs très petites vacuoles uniformément colorables et sans relation avec la grosse vacuole de la cellule-mère. Cependant,la cellule-mère peut renfermer plusieurs vacuoles et l'on constate que, lorsque celles-ci se trouvent placées au voisinage du point où se forme le bourgeon, un certain nombre d'entre elles peuvent être entraînées mécaniquement dans ce dernier. Il arrive, parfois aussi, qu'une vacuole, entraînée dans le col du bourgeon, s'y divise par suite de la constriction qui se produit à ce niveau.

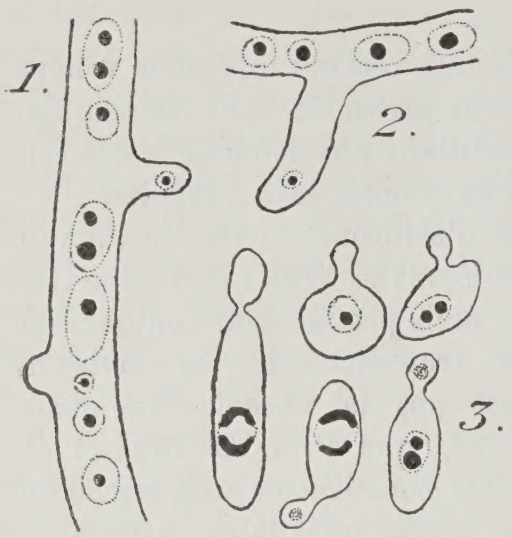


Fig. 176. — Filaments mycéliens de *Penicillium glaucum* et cellules de *Saccharomyces ellipsoideus*, montrant la formation *de novo* de vacuoles (d'après Guilliermond, 1926).

Toutefois, ces résultats peuvent être contestés, car Pierre Dangeard a objecté que les colorations vitales, bien que n'ayant pas d'effets nocifs sur les cellules, sont susceptibles de provoquer la fragmentation immédiate des vacuoles en voie de division et rendent difficiles, par conséquent, les observations de ce genre. Cette objection n'est cependant pas valable pour le *Saprolegnia* cultivé en milieu additionné de rouge neutre et dans lequel le Champignon parcourt tout son développement avec ses vacuoles colorées. Guilliermond a montré, par cette méthode, que les zoospores contiennent de nombreux et minuscules grains

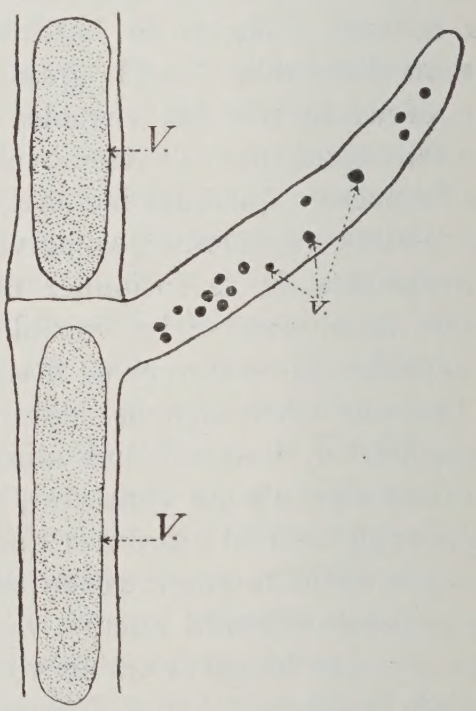


Fig. 177. — Formation *de novo* des vacuoles (*v*, vacuoles néoformées, intensément et uniformément colorables ; V, vacuole, moins colorable, de la cellule-mère du rameau) dans un nouveau rameau d'*Oidium lactis* (d'après Guilliermond, 1926).

vacuolaires constitués par des colloïdes en solution très condensée et retenant fortement le colorant. Au moment de la germination, ces petits éléments se gonflent et confluent pour ne plus constituer qu'une seule grosse vacuole à contenu colloïdal très dilué, se colorant d'une manière diffuse par le rouge neutre, avec précipitation de corpuscules. Le tube germinatif

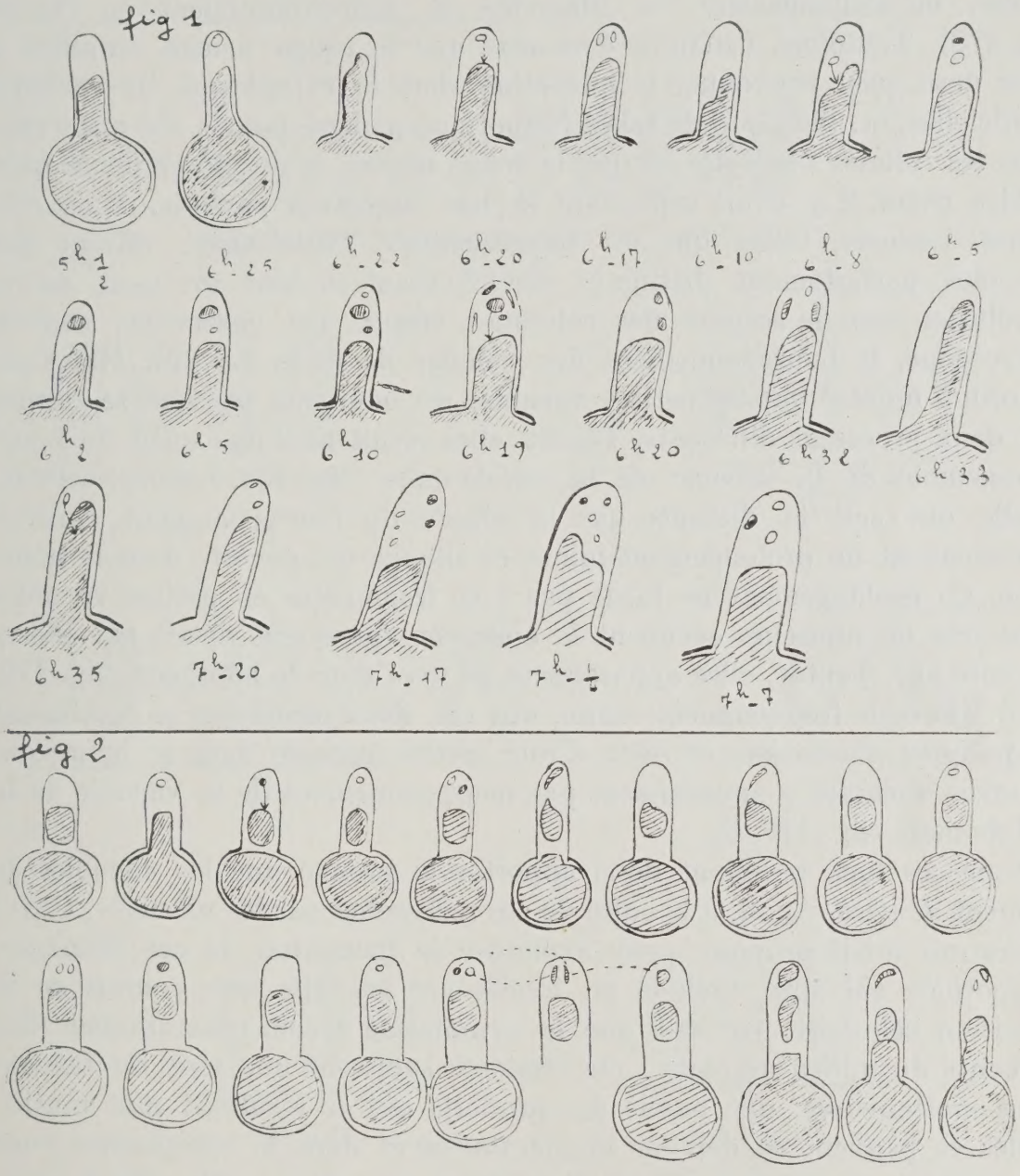


FIG. 178. — Néoformation des vacuoles dans des tubes germinatifs de spores de *Saprolegnia*. — 1, apparition soudaine, surtout à partir de 6 h. 10, de petites vacuoles, dans le cytoplasme de l'extrémité du tube germinatif. — 2, les néoformations sont moins nombreuses que dans le cas précédent ; mais on observe le début de la formation du canal vacuolaire par confluence des vacuoles du tube germinatif avec la vacuole centrale de la spore (d'après Mlle CASSAIGNE, 1931).

ne renferme d'abord pas de vacuoles; mais on voit apparaître très rapidement, dans son cytoplasme, de petites vacuoles rondes à contenu colloïdal très condensé ; celles-ci se gonflent et se fusionnent pour constituer un canal vacuolaire unique, tandis que de nouvelles petites vacuoles apparaissent à l'extrémité du filament pendant sa croissance.

Mlle Cassaigne a pu suivre, sous le microscope, dans des cellules de Van Tieghem et Le Monnier, toute l'évolution des vacuoles d'un *Saprolegnia*, soit dans le tube germinatif, soit dans les extrémités des filaments en voie de croissance. Elle a constaté la formation, *de novo*, de petites vacuoles qui, ensuite, se fusionnaient pour constituer de grosses vacuoles, ou s'allongeaient en filaments et s'anastomosaient en réseau (fig. 178). Toutefois, Chlopin a montré que le rouge neutre, employé à forte dose, peut provoquer la formation, dans le cytoplasme, de vacuoles artificielles, et, bien que de telles formations n'aient jamais été observées dans les cellules végétales et que le rouge neutre n'ait été employé qu'à faibles doses, il y avait cependant là une objection possible. Mais certaines Levures, telles que le *Saccharomyces Pastorianus*, offrent des vacuoles parfaitement distinctes sur le vivant et dont on peut suivre l'évolution sans le secours des colorants vitaux. En observant, sous le microscope, le bourgeonnement des cellules de cette Levure, Mlle Cassaigne a montré que les petites vacuoles du bourgeon peuvent se former par deux processus différents. Tantôt, elles résultent d'une sorte de bourgeonnement de la vacuole de la cellule-mère (fig. 179, *1*, *2*, *3*) : celle-ci, quelle que soit la distance qui la sépare du bourgeon, peut émettre brusquement un prolongement mince et allongé qui pénètre dans le bourgeon. Ce prolongement ne tarde pas à se fragmenter en petites vacuoles dont une ou plusieurs occupent le bourgeon (processus décrit par Pierre Dangeard). Tantôt, elles apparaissent *de novo* dans le bourgeon (fig. 179, *4*, *5*). Il arrive fréquemment, enfin, que ces deux processus se combinent et qu'après formation, *de novo*, d'une petite vacuole dans le bourgeon, d'autres vacuoles y apparaissent par bourgeonnement de la vacuole de la cellule-mère (fig. 179, *6*).

Tous ces faits semblent donc apporter la preuve que les vacuoles se forment *de novo*. Aussi, à la suite de ses recherches sur les vacuoles, Guilliermond a-t-il proposé, pour expliquer la formation de ces éléments, l'hypothèse suivante. Celle-ci est fondée sur les faits bien connus de la nutrition cellulaire. On sait que le cytoplasme reçoit constamment des aliments du milieu ambiant ; ces aliments subissent une série de dislocations moléculaires; une partie des produits qui en résultent sont inutilisables et peuvent se déposer momentanément dans le cytoplasme pour être excrétés au dehors (produits de déchets) ; une autre partie subit la combustion respiratoire; une autre peut, à la suite d'une série de synthèses complexes, être assimilée et contribuer ainsi à l'entretien du protoplasme ; une autre, enfin, peut être élaborée, par des synthèses plus simples, sous forme de produits de réserve, mis en dépôt dans le cytoplasme. Le cytoplasme est donc le siège continuel d'élaborations ; il élabore des produits de réserve et des produits de déchets. Une partie des produits de cette élaboration, étant à l'état liquide, diffuse dans le cytoplasme et échappe à l'observation des cytologistes ; mais d'autres produits peuvent être à l'état de substances colloïdales figurées. Or, Guilliermond suppose que le cytoplasme élabore constamment des produits colloïdaux de nature diverse : produits de ré-

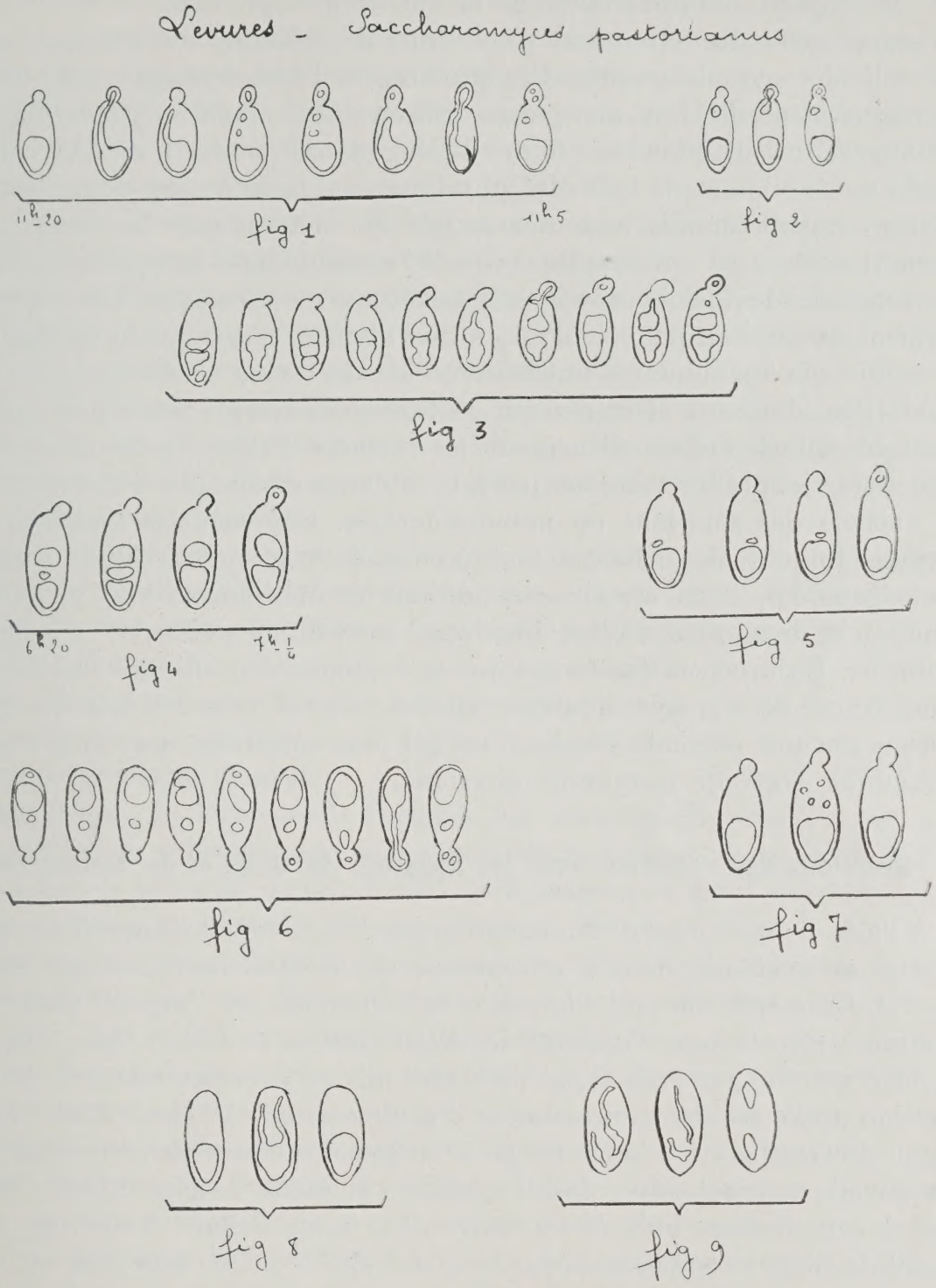


FIG. 179. — Divers cas de multiplication des vacuoles chez *Saccharomyces Pastorianus* (*in vivo* et sans coloration vitale). — 1, La vacuole de la cellule-mère, bien qu'éloignée du bourgeon, envoie brusquement un prolongement filiforme qui se fragmente en petites vacuoles, dont une reste dans le bourgeon; puis il se produit un nouveau bourgeonnement, reliant les vacuoles précédemment isolées. — 2, Une petite vacuole de la cellule-mère est entraînée dans le bourgeon ; un étranglement se produit et une petite vacuole demeure dans le bourgeon. — 3, Autre cas de bourgeonnement de la vacuole (remarquer la grande instabilité de forme des vacuoles de la cellule-mère). — 4 et 5, Néoformations dans le bourgeon (stabilité beaucoup plus grande des contours vacuolaires de la cellule-mère). — 6, Cas *mixte* de néoformation dans le bourgeon, suivie d'un bourgeonnement de la vacuole de la cellule-mère, introduisant une autre vacuole dans le bourgeon. — 7, Néoformation, puis disparition, au bout de 1 minute, de quatre petites vacuoles. —8, La vacuole de la cellule-mère émet deux prolongements aussitôt rétractés. — 9, Vacuoles filamenteuses (d'après Mlle CASSAIGNE, 1931).

serves, produits intermédiaires de la nutrition et produits de déchets, qui se sépareraient du cytoplasme sous forme de colloïdes non miscibles avec les colloïdes cytoplasmiques. Ces produits, à l'état hydrogel semi-fluide, constitueraient, dès lors, une phase distincte des colloïdes cytoplasmiques. Ils apparaîtraient donc sous forme d'éléments qui, en vertu de leur consistance semi-fluide et de leur état physique semblable à ceux des chondriosomes, seraient soumis aux mêmes lois qui déterminent les formes des chondriosomes, ce qui expliquerait la ressemblance morphologique ou convergence de formes que présentent tous ces éléments. Ces colloïdes seraient doués d'un pouvoir d'imbibition illimité et, lorsque le cytoplasme a acquis son maximum d'imbibition, l'eau en excès serait absorbée, par imbibition, dans ces éléments qui se transformeraient, peu à peu, en une véritable solution et constitueraient les vacuoles. Celles-ci pourraient accumuler tous les produits sécrétés par le cytoplasme et capables de former dans la vacuole des solutions ou pseudosolutions. Ces vacuoles liquides, renfermant toujours des colloïdes, mais à l'état de solution très diluée, seraient donc capables, dans certaines conditions de déshydratation, de perdre leur eau et de reprendre l'état d'hydrogel semi-fluide et l'aspect mitochondriforme. Enfin, en même temps que les colloïdes semi-fluides s'hydratent pour former des vacuoles liquides, celles-ci pourraient se délimiter du cytoplasme par une pellicule formée d'un gel plus consistant que le gel cytoplasmique, sorte de membrane physique.

Relations des vacuoles avec les appareils de Golgi et de Holmgren

A l'aide de méthodes d'imprégnation par le nitrate d'argent, Golgi a pu mettre en évidence, dans le cytoplasme des cellules nerveuses, un réseau de filaments très fins qui s'imprègnent fortement par l'argent. Cette formation a reçu le nom d'*appareil réticulaire interne de Golgi*. On a, depuis, montré que l'appareil de Golgi peut être mis en évidence par une imprégnation prolongée dans une solution d'acide osmique à l'étuve à 40°. L'appareil de Golgi a été ensuite l'objet d'un grand nombre de recherches qui ont permis de le retrouver dans les cellules animales les plus diverses et on admet actuellement qu'il se rencontre dans toute cellule. Toutefois, l'appareil de Golgi ne se présente pas toujours sous le même aspect et on connaît un très grand nombre de cellules où, au lieu d'être représenté par un réseau, il apparaît sous forme de nombreux éléments ronds, constitués par une substance non colorable (chromophobe), entourée par une sorte d'anneau ou de croissant fortement coloré (substance chromophile) ; ces éléments ont été désignés sous le nom *d'éléments de Golgi* ou *dictyosomes*. On a attribué une très grande importance à cet appareil de Golgi : on a décrit, pendant la mitose, une division et une répartition des éléments de Golgi entre les cellules-filles, phénomène qui a reçu le nom de *dictyocinèse* (Perroncito). La plupart des cytologistes considèrent aujourd'hui l'appareil de Golgi comme un constituant permanent du cytoplasme, au même titre que le chondriome, et l'on tend à admettre qu'il aurait une part active, plus

grande encore que le chondriome, dans les élaborations du cytoplasme. La grande généralité des auteurs lui attribue une constitution lipoïdique, en raison de sa propriété de réduire l'acide osmique.

D'autre part, HOLMGREN a décrit, dans certaines cellules animales, à l'aide de méthodes spéciales, un réseau de canalicules hyalins se détachant à l'emporte-pièce dans le cytoplasme coloré. Cet appareil a été désigné sous le nom de *canalicules de Holmgren*, ou *canalicules du suc* ou *trophosponge*, et retrouvé ensuite dans beaucoup de cellules. HOLMGREN l'avait d'abord considéré comme un système de canalicules intracellulaires s'ouvrant librement à l'extérieur, servant aussi bien à l'entrée des sucs nutritifs qu'à la sortie des produits du métabolisme hors de la cellule. Cependant, à la suite de nouvelles recherches, ce savant fut conduit à nier toute communication de ses canalicules avec des parties quelconques des espaces péricellulaires et les tient pour des formations complètement séparées de la circulation lymphatique.

Mais ces formations, aussi bien l'appareil de Golgi que celui de Holmgren, ne pouvaient être observées que sur coupes fixées et colorées au moyen de techniques brutales et n'avaient jamais reçu jusqu'ici le contrôle de l'observation vitale; leur signification restait donc des plus obscure.

L'étude des vacuoles dans les cellules végétales a permis de comprendre la signification de ces formations et, par là, de résoudre un important problème de cytologie générale.

Bien avant que l'on connût l'origine des vacuoles, BENSLEY avait pu déjà mettre en évidence, dans les cellules du méristème de la racine d'*Allium Cepa*, la présence de canalicules de Holmgren et avait constaté leur transformation en vacuoles dans les cellules adultes.

Dès ses premières recherches sur les vacuoles (1920), GUILLIERMOND, frappé de la ressemblance des figures initiales filamenteuses et réticulaires de ces éléments, dans les cellules embryonnaires, avec les formations décrites sous le nom d'appareil de Golgi, dans les cellules animales, avait formulé l'hypothèse que ces formations pourraient bien correspondre à des vacuoles analogues à celles des cellules végétales. D'autre part, il avait montré que, par la méthode de Regaud, les formes initiales filamenteuses et réticulaires des vacuoles se traduisaient par un réseau de canalicules incolores, se détachant dans le cytoplasme teint en gris, et présentant tout à fait l'aspect des canalicules de Holmgren. Cela l'avait conduit à penser que les formations énigmatiques connues sous le nom d'appareil de Golgi et de Holmgren ne sont peut-être qu'une même formation correspondant à des vacuoles.

Plus tard, GUILLIERMOND et MANGENOT cherchèrent (1922) à vérifier cette hypothèse dans les cellules du méristème de la racine d'Orge, qui, nous l'avons vu, présentent de petites vacuoles filamenteuses très caractéristiques, faciles à mettre en évidence par coloration vitale au rouge neutre. En traitant ces cellules par la méthode préconisée par BENSLEY pour la détection des canicules de Holmgren, ces auteurs obtinrent effectivement un appareil de Holmgren bien caractérisé, se détachant à l'emporte-pièce

sur le fond gris du cytoplasme, et qui, dans les cellules en voie de différenciation, se gonfle pour se transformer, dans les cellules adultes, en grosses vacuoles (fig. 180). D'autre part, en traitant la même racine par les méthodes à imprégnation argentique qui ont servi à Golgi à mettre en évidence son appareil réticulaire, Guilliermond et Mangenot ont obtenu

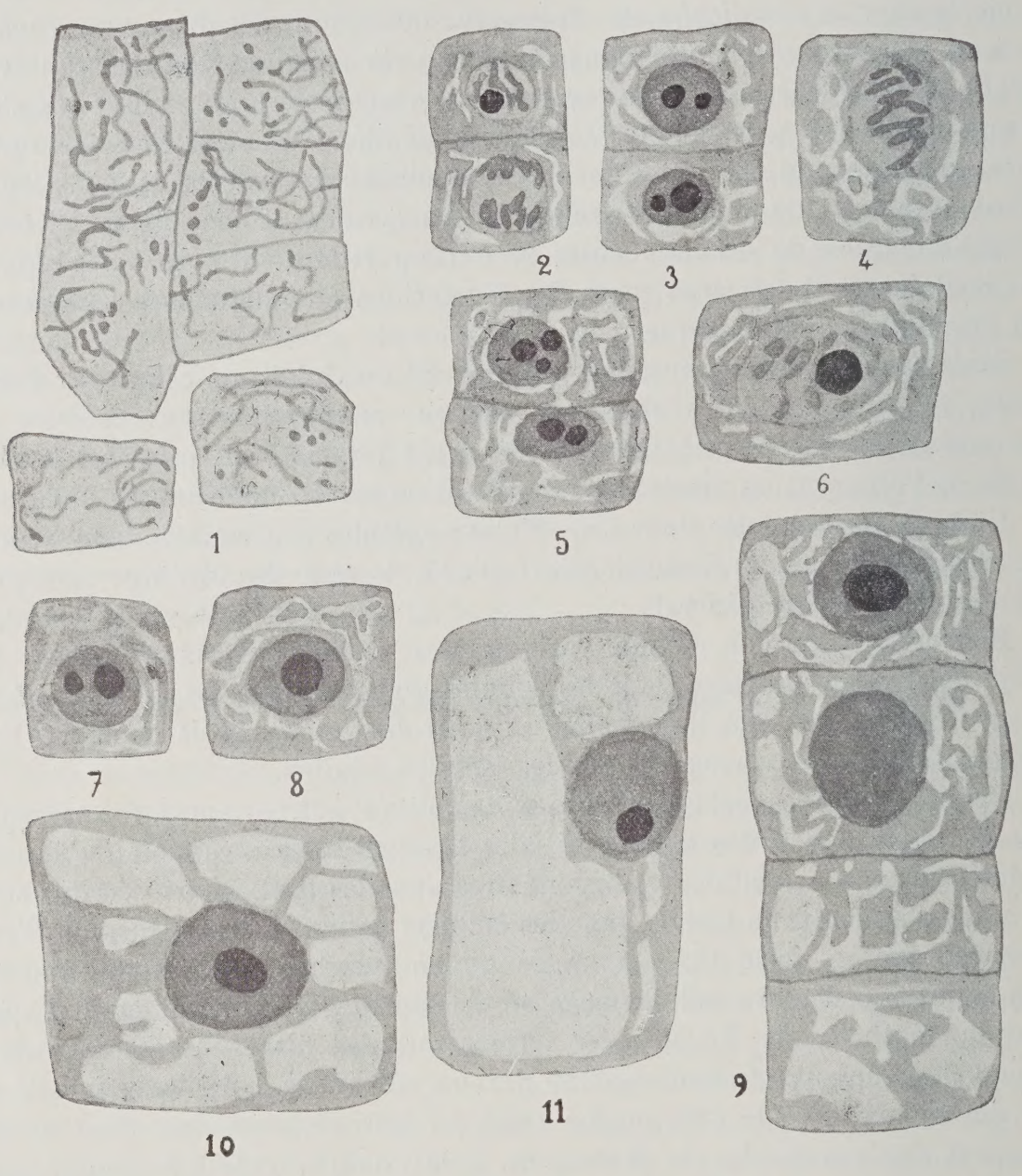


Fig. 180. — Vacuoles de la racine d'Orge. — 1, Vacuoles colorées *in vivo*, par le rouge neutre. — 2, Divers aspects des vacuoles dans des cellules traitées par la méthode de Bensley pour la mise en évidence des canalicules de Holmgren (d'après Guilliermond et Mangenot, 1922).

un appareil de Golgi correspondant également aux mêmes formes initiales des vacuoles (fig. 181), telles qu'on les observe par coloration vitale au rouge neutre, et se traduisant avec la méthode de Bensley par des canalicules de Holmgren.

Plus tard, Guilliermond étendit ses recherches (1926-1927) à un grand nombre de Végétaux, appartenant aux groupes les plus variés, et ces nou-

velles observations confirmèrent entièrement et complétèrent ses premiers résultats. L'étude des vacuoles de la plantule de Pois lui donna notamment des résultats particulièrement suggestifs. Dans les cellules du méristème, on obtient, en effet, par les méthodes argentiques, un appareil réticulaire tout à fait caractéristique, fortement noirci par l'argent (fig. 182, *9* à *13*), et l'on constate, en suivant la différenciation cellulaire, que ce réseau se gonfle,

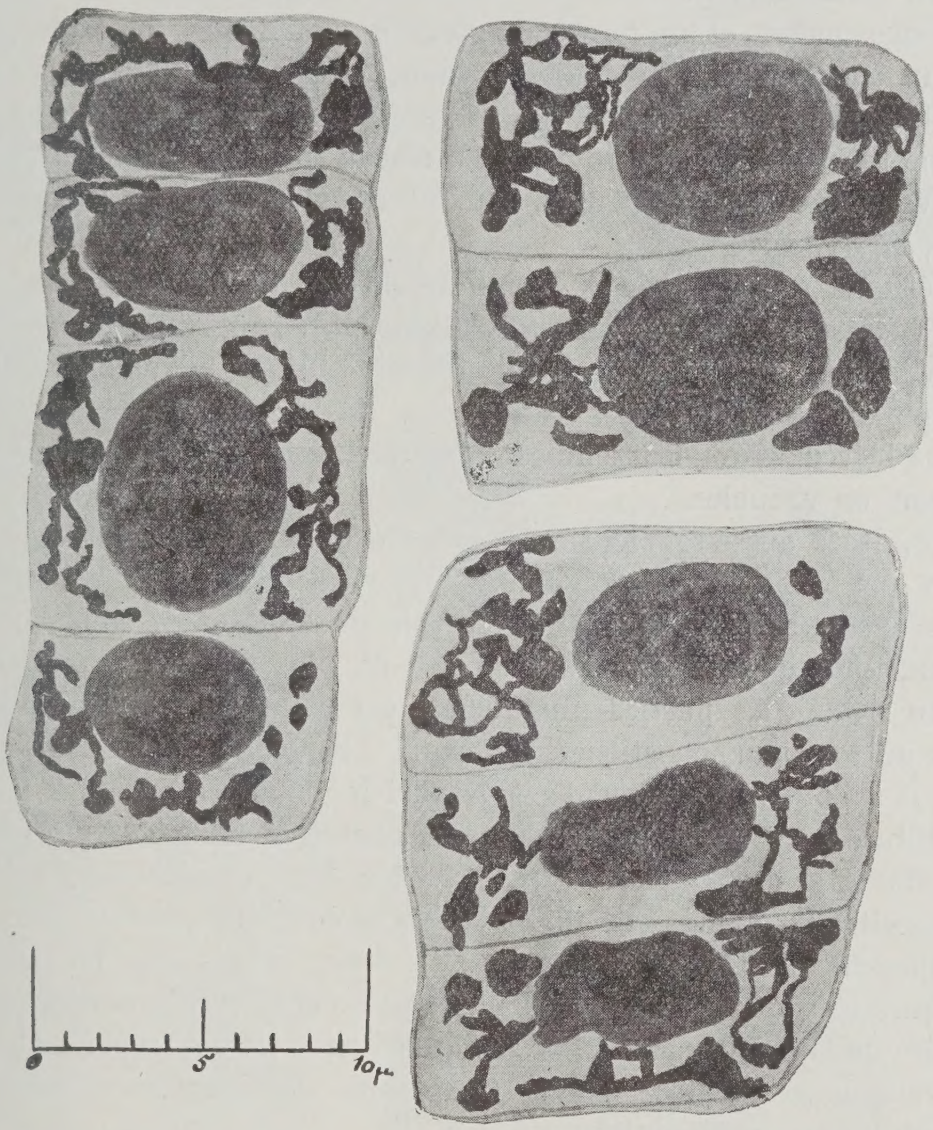


FIG. 181. — Cellules du méristème de la racine d'Orge après traitement par la méthode de da Fano (imprégnation argentique) pour la mise en évidence de l'appareil de Golgi ; les vacuoles donnent lieu à des images golgiennes typiques (d'après GUILLIERMOND et MANGENOT, 1922).

se transforme en petites vacuoles rondes, très nombreuses, renfermant chacune un corpuscule résultant de la précipitation, sous l'influence du fixateur, des colloïdes de la vacuole, et fortement noirci par l'argent (fig. 182, *15* à *20*) ; celui-ci est souvent accolé, en forme de croissant, sur le bord de la vacuole. Ces petites vacuoles présentent l'aspect bien caractérisé des éléments de Golgi ou dictyosomes. Enfin, dans les régions différenciées, on voit les vacuoles se gonfler et confluer pour former de grosses vacuoles qui renferment un grand nombre de corpuscules fortement noircis (fig. 182,

21 à *26*). On obtient donc, avec les méthodes argentiques, des images absolument superposables à celles que fournissent les colorations vitales au rouge neutre. Ces méthodes conservent les éléments filamenteux initiaux des vacuoles, sur lesquels se dépose l'argent qui leur donne une coloration intense et homogène ; dans les vacuoles dérivant de l'hydratation de ces éléments, ces méthodes déterminent la précipitation du contenu vacuolaire colloïdal sous forme de corpuscules, identiques à ceux obtenus par le rouge neutre, et qu'imprègne l'argent. Les mêmes méthodes, appliquées aux cotylédons, mettent en évidence les grains d'aleurone en voie de transformation en vacuoles, qui se gonflent et s'allongent en filaments ayant une tendance à s'anastomoser en réseau, puis prennent ensuite l'aspect de vacuoles renfermant dans leur intérieur de nombreux corpuscules (fig. 182, *27* et *28*).

La méthode à imprégnation osmique donne des résultats semblables, quoique beaucoup moins réguliers et d'une interprétation plus délicate. Quant à la méthode de Bensley, elle fournit toujours, dans les cellules du méristème de la racine, des canalicules de Holmgren bien caractérisés qui, dans la région où les cellules se différencient, se transforment graduellement en vacuoles.

Des résultats aussi schématiques ont été obtenus pour un *Saprolegnia*. On a vu que, dans ce Champignon coloré vitalement, la vacuole débute, dans les extrémités des filaments en voie de croissance, sous forme de nombreux canalicules, fortement colorés et plus ou moins anastomosés en réseau ; dans les parties plus âgées, ces canalicules se fusionnent les uns aux autres pour constituer un canal vacuolaire unique parcourant d'un bout à l'autre le filament et auquel le rouge neutre confère une teinte diffuse avec précipitation de son contenu colloïdal sous forme de corpuscules fortement colorés (fig. 183, *1* à *3*). La méthode de Bensley fait apparaître les figures réticulaires initiales de cette vacuole sous forme d'un appareil de Holmgren (fig. 183, *4* à *6*), tandis que les méthodes argentiques et osmiques leur donnent l'aspect caractéristique d'un appareil réticulaire de Golgi (fig. 183, *7* à *10*) que l'on voit se transformer en un canal vacuolaire incolore, mais contenant de nombreux corpuscules argentophiles ou osmiophiles.

Les méthodes argentiques ou osmiques donnent des résultats semblables dans la plupart des Champignons (*Endomyces Magnusii*, Levures, etc.) où les vacuoles n'offrent pas de formes réticulaires, mais débutent par de très petits éléments globuleux remplis de métachromatine : elles font apparaître ces vacuoles avec un dépôt d'argent en forme de calotte et avec l'aspect de dictyosomes, tandis qu'elles déterminent, dans les vacuoles plus grosses, qui résultent de leur confluence, la précipitation de nombreux corpuscules argentophiles ou osmiophiles correspondant aux corpuscules métachromatiques. Les images obtenues sont donc tout à fait superposables à celles que donne le rouge neutre. Les mêmes méthodes mettent également en évidence les corpuscules métachromatiques des Algues et aussi ceux des Bactéries.

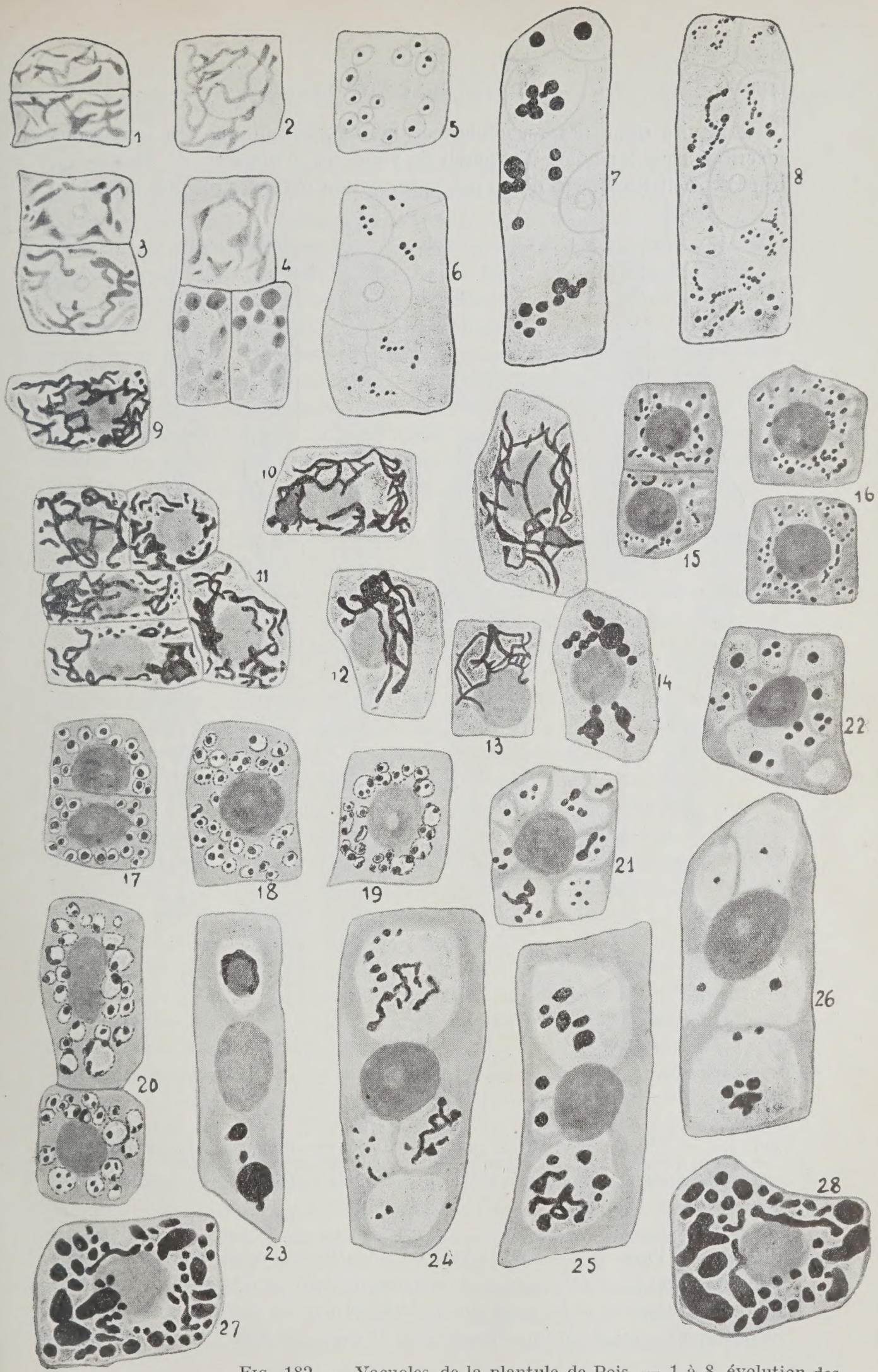


Fig. 182. — Vacuoles de la plantule de Pois. — 1 à 8, évolution des vacuoles dans la racine (coloration vitale au rouge neutre). — 9 à 26, évolution des vacuoles dans la racine (méthode de da Fano) : les vacuoles présentent les caractères de l'appareil de Golgi. — 27 et 28, cellules épidermiques du cotylédon : les grains d'aleurone en voie d'hydratation ont pris des formes plus ou moins filamenteuses et sont noircis par l'argent (d'après Guilliermond, 1926).

Il résulte donc des recherches de GUILLIERMOND que les formations décrites, sous les noms d'appareil de Golgi et d'appareil de Holmgren, représentent les images d'une même formation obtenues par des méthodes

FIG. 183. — Vacuoles d'un *Saprolegnia*. — 1 à 3, colorées vitalement au rouge neutre. — 4 à 6, traitées par la méthode de Bensley (canalicules de Holmgren). — 7 à 10, traitées par la méthode de da Fano (appareil de Golgi) (d'après GUILLIERMOND 1927).

différentes, l'une en positif, l'autre en négatif, et correspondent aux vacuoles colorables vitalement par le rouge neutre. GUILLIERMOND a établi, en même temps, que les formations décelées par les méthodes argentiques et osmiques, sont de nature très diverse et qu'on ne doit pas leur attribuer

une constitution lipoïdique. Leur imprégnation par l'argent et l'osmium semble due à une propriété commune à toutes les vacuoles de réduire les sels de ces métaux et non à l'existence, dans celles-ci, d'un produit de nature déterminée. Elle semble s'expliquer par le fait que ces métaux se déposeraient dans les lacunes du cytoplasme. Des substances telles que la métachromatine et les protéides peuvent être fortement noircies par l'osmium. Le noircissement par l'osmium peut varier, d'ailleurs, selon la constitution chimique des colloïdes vacuolaires ; il est beaucoup plus rapide et intense dans le cas où les vacuoles renferment des tannoïdes (ou autres composés phénoliques) ayant la propriété de réduire l'acide osmique. Ce n'est que dans des cas exceptionnels que les vacuoles semblent contenir des lipoïdes ; jusqu'ici, on ne connaît guère que les vacuoles des cellules des écailles des bulbes de Lis, qui renferment du phytostérol, et celles des Saprolégniacées où il semble exister en petites quantité de lipoïdes de nature indéterminée.

Cependant, Guilliermond a montré que les méthodes osmiques peuvent donner des résultats très irréguliers et sont incomparablement moins sûres que les méthodes argentiques ; elles sont donc peu recommandables. Souvent, en effet, elles noircissent, simultanément ou séparément, les vacuoles et le chondriome, et, lorsqu'elles noircissent le chondriome (chondriosomes et plastes), elles le font apparaître presque toujours profondément altéré, sous forme de vésicules (fig. 184), que l'on a souvent décrites aussi comme représentant l'appareil de Golgi. C'est ainsi que s'expliquent les résultats de Bowen et Bronté-Gatenby, qui ont observé, dans les cellules végétales, des formations vésiculeuses qu'ils ont désignées sous le nom de *plaquettes osmiophiles* et qu'ils considèrent comme représentant l'appareil de Golgi de ces cellules, appareil qui serait indépendant à la fois des vacuoles et du chondriome. Guilliermond a démontré, dans ses derniers travaux, que ces prétendues plaquettes osmophiles ne sont autre chose que des chondriosomes vésiculisés.

On voit, en résumé, que les formations décrites sous le nom d'appareil de Golgi, ne répondent pas à une entité morphologique. Elles correspondent, dans la plupart des cas, à des vacuoles, mais, parfois aussi, à un chondriome altéré. En tous cas, il n'existe aucun autre type d'éléments figurés et permanents au sein du cytoplasme, en dehors du chondriome et des vacuoles. Le nom d'appareil de Golgi n'a donc plus aucune raison d'être puisque la plupart des formations décrites sous ce nom, et en particulier celles qui ont été mises en évidence pour la première fois par Golgi, se rattachent aux vacuoles.

Les recherches de Guilliermond l'ont, enfin, conduit à penser que les formations connues dans les cellules animales sous le nom de grains de secrétion ou enclaves, formations que beaucoup de cytologistes considèrent comme d'origine mitochondriale et que l'on ne retrouve jamais dans les cellules végétales, sont très probablement des corpuscules vacuolaires, préexistants dans les vacuoles, ou formés par précipitation, sous l'influence des fixateurs, d'un contenu colloïdal fluide. Ces formations se superposeraient

au chondriome dans les coupes fixées et colorées par les techniques mitochondriales, mais, n'auraient aucun lien génétique avec ce dernier. Cette opinion était fondée sur le fait que la plupart de ces grains sont colorables vitalement par le rouge neutre, et que beaucoup semblent circonscrits dans de petites vacuoles (J. Renaut). Les granules qu'Arnold et von Möllendorff ont mis en évidence, par coloration vitale au rouge neutre, dans

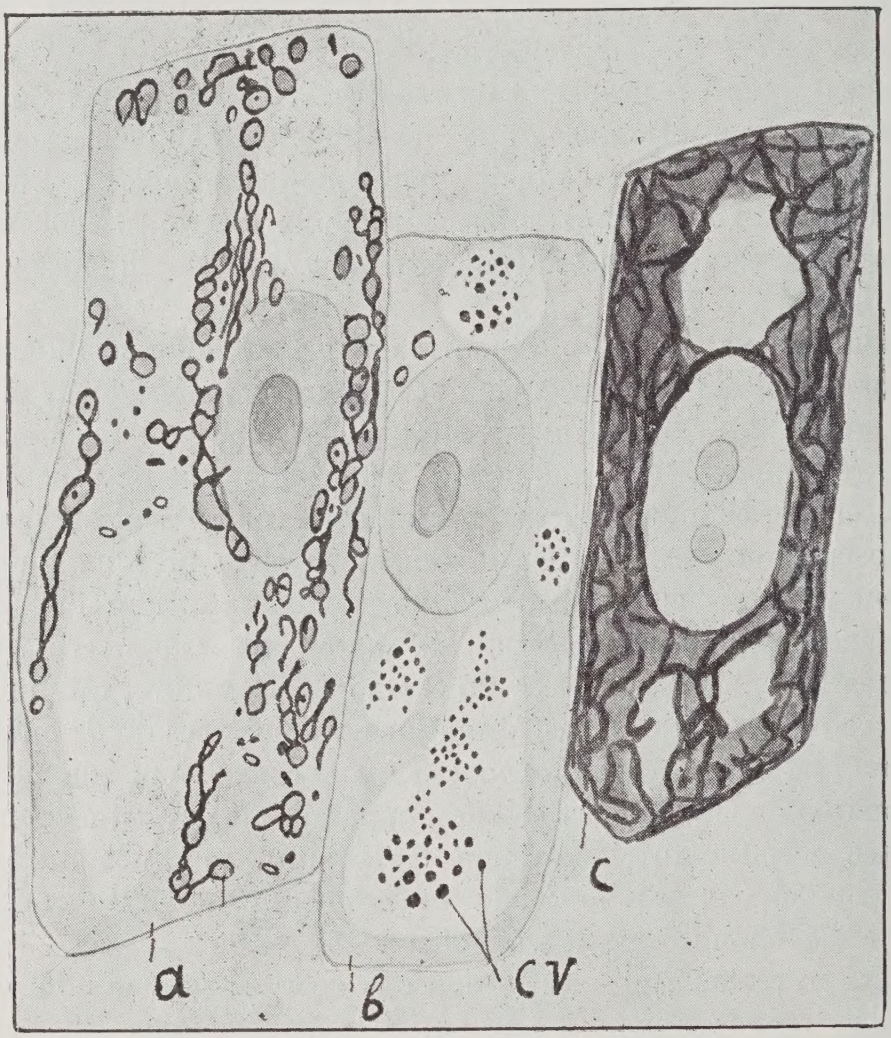


Fig. 184. — Cellules du cylindre central d'une racine de Pois (imprégnation osmique : méthode de Kolatcheff) ; *à gauche*, chondriosomes et plastes très altérés et noircis, ressemblant plus ou moins à un appareil de Golgi ; *au milieu*, imprégnation exclusivement limitée aux précipités intravacuolaires ; *à droite*, structure réticulée du cytoplasme, noirci par l'osmium, par une sorte de démasquage des lipoïdes (d'après Guilliermond, 1926).

la plupart des cellules animales, mais dont beaucoup ne se retrouvent pas après fixation, rentreraient dans la même catégorie.

Ces résultats eurent une grande répercussion en cytologie animale et provoquèrent toute une série d'importants travaux. Elles ont été le point de départ des recherches de Corti (1924-1925) et, surtout, de celles de Parat et Painlevé (1924-1926), et de Parat (1925-1928), qui ont apporté une remarquable confirmation à l'opinion de Guilliermond en démontrant qu'effectivement l'appareil de Golgi et les canalicules de Holmgren

correspondent, le plus souvent, à une même formation que l'on peut obtenir par coloration vitale au rouge neutre et qui représente un système vacuolaire, semblable à celui des cellules végétales, et dont l'existence était jusqu'ici méconnue. Les recherches de PARAT ont, en outre, démontré que tous les granula d'ARNOLD et les grains de sécrétion décrits dans les cellules animales correspondent, en réalité, à des vacuoles, comme l'avait pressenti GUILLIERMOND. Ce sont, soit des grains formés dans les vacuoles, comme les grains de Claude BERNARD du pancréas, soit des corpuscules résultant de la précipitation du contenu colloïdal des vacuoles par les fixateurs ou les colorants vitaux, soit, enfin, des produits d'une déshydratation des vacuoles, comparables aux grains d'aleurone, comme les grains de vitellus. L'emploi d'un mélange de vert Janus et de rouge neutre a, enfin, permis, à PARAT d'obtenir la double coloration vitale du chondriome et des vacuoles et de s'assurer de l'indépendance des deux systèmes.

ROLE DES VACUOLES

L'ensemble de ces travaux a jeté une vive lumière en cytologie générale. Ils nous montrent l'existence de vacuoles toujours présentes, aussi bien dans les cellules animales que dans les cellules végétales, au même titre que le chondriome. Cependant, à aucun point de vue, ces vacuoles ne peuvent être comparées aux éléments du chondriome. Il y a lieu, en effet, d'après ce que nous avons vu, de considérer les vacuoles comme n'ayant aucune permanence, aucune individualité fixe et transmissible de génération en génération ; il semblerait, comme on l'a vu, qu'elles résultent de produits colloïdaux sécrétés par le cytoplasme et qui, par suite de leur pouvoir d'imbibition illimité, absorberaient de l'eau et se transformeraient, dans le cytoplasme, en cavités liquides constituées par une solution très diluée de ces colloïdes et facilement précipitable.

Les vacuoles ont donc une naissance et semblent avoir une fin, au moins dans beaucoup de cas, fin qui correspond au moment où la cellule utilise les produits colloïdaux contenus dans ses vacuoles. Les vacuoles apparaissent donc comme des formations transitoires. « Seul le groupement importe, seul le vacuome est une entité, expression d'un équilibre cellulaire, chaînon du métabolisme, « phase aqueuse » dont les éléments disparaissent et sont remplacés par d'autres » (PARAT). Il s'ensuit que les colloïdes vacuolaires et les vacuoles elles-mêmes ne peuvent être considérées comme faisant partie de la matière vivante de la cellule. Ils entrent dans la catégorie du paraplasme ou deutoplasme.

Les vacuoles représentent la phase aqueuse du cytoplasme et jouent certainement le rôle important en réglant la teneur en eau de la cellule.

Elles sont, comme nous le verrons plus loin, le siège de tous les phénomènes osmotiques de la cellule et, par là, président à l'entrée et à la sortie de l'eau dans la cellule. La présence constante de substances colloïdales dans les vacuoles semble indiquer que leur rôle dans les phénomènes vitaux

ne se réduit pas seulement à des actions osmotiques, qu'elles interviennent aussi par des processus d'imbibition et de désimbibition. C'est l'imbibition qui paraît déterminer la transformation des vacuoles semi-fluides et en forme de chondriosomes en vacuoles liquides; ce sont aussi, certainement, des processus d'imbibition et de désimbibition intervenant alternativement entre le cytoplasme et les colloïdes vacuolaires qui jouent le principal rôle dans la réversibilité des formes vacuolaires dont il a été question précédemment.

La présence de colloïdes dans les vacuoles et le pouvoir électif remarquable de ceux-ci pour les colorants vitaux rendent ainsi vraisemblable l'hypothèse formulée par P. A. Dangeard et Pierre Dangeard, d'après laquelle les vacuoles exercent également un rôle dans les phénomènes d'absorption. Il est, en effet, permis de supposer que les propriétés d'imbibition, d'adsorption et de combinaison qui provoquent la pénétration des colorants vitaux interviennent aussi dans celle des aliments.

Enfin, les vacuoles, qui paraissent résulter de l'hydratation des substances colloïdales sécrétées par le cytoplasme, sont, comme l'indique leur origine, le lieu d'accumulation, le réservoir d'un très grand nombre de produits d'élaboration de la cellule, de la plupart des produits qui peuvent se dissoudre dans l'eau pour y former des solutions vraies ou des pseudo-solutions ; produits de réserve, produits intermédiaires de la nutrition, produits de déchets (protéides, tanoïdes et autres composés phénoliques, oses, osides, acides organiques, sels minéraux ou organiques, alcaloïdes, cholestérol, mucilages, etc.), que nous étudierons plus loin. Elles paraissent également être le siège de beaucoup de diastases. Une partie de ces produits, ceux qui sont colloïdaux, semblent être l'origine de la formation des vacuoles et les autres s'accumulent dans les vacuoles lorsque celles-ci sont constituées. Ce rôle n'est pas purement passif et il est certain que les produits accumulés dans les vacuoles peuvent s'y transformer chimiquement, y participer à des synthèses ou y subir des dislocations.

On est, enfin, obligé d'admettre que les vacuoles sont l'objet d'échanges incessants avec le cytoplasme : une partie des produits sécrétés par le cytoplasme est accumulée dans les vacuoles, pouvant être reprise et utilisée par le cytoplasme, échanges dans lesquels interviennent à la fois les colloïdes cytoplasmiques et vacuolaires, par des phénomènes d'imbibition, de désimbibition, d'absorption et de combinaison chimique.

Les recherches de Parat sur les cellules animales montrent également que les vacuoles sont des appareils de ségrégation où prennent naissance la plupart des produits de sécrétion. Les vacuoles seraient, pour cet auteur, des centres de condensation des produits de sécrétion de la cellule ; leur ensemble constituerait le creuset où s'achèveraient les opérations commencées dans le cytoplasme, avec le concours du chondriome, et le couple chondriome + vacuoles présiderait ainsi à tous les processus du métabolisme cellulaire, en sorte que le schéma de Robertson sur la synthèse des protéides, synthèse exigeant à la fois une phase lipoïde et une phase aqueuse, trouverait ainsi une base morphologique.

Le rôle des vacuoles serait encore plus important, d'après PARAT. Cet auteur admet que le bleu de méthylène est toujours réduit dans le cytoplasme et le chondriome et qu'il est, au contraire, réoxydé dans les vacuoles. De fait, PARAT a évalué, à l'aide de colorations vitales par le bleu de méthylène réduit et de micro-injections des vacuoles, le *r*H cytoplasmique et le *r*H vacuolaire. Le *r*H cytoplasmique paraît être compris entre 19 et 20,tandis que le *r*H vacuolaire est généralement voisin de 16. Il résulte de ces faits que le cytoplasme et le chondriome ont un pouvoir réducteur, tandis que les vacuoles ont un pouvoir oxydant. On sait, en outre, que l'on admet actuellement (Cf. p. 461) que la plupart des synthèses cellulaires s'opère au moyen de réactions couplées d'oxydo-réduction ; d'après WURMSER, il y aurait, dans une première phase, une oxydo-réduction par déshydrogénation, sans intervention de l'oxygène de l'air, et le phénomène serait suivi d'une oxydation respiratoire par activation de l'oxygène moléculaire. Or, PARAT formule l'hypothèse que le chondriome réaliserait les oxydo-réductions au moyen desquelles s'effectuent les synthèses et que la seconde phase, ou oxydation respiratoire, aurait son siège dans les vacuoles ; d'où le rôle prédominant du couple chondriome + vacuoles dans toutes les synthèses cellulaires et les oxydations respiratoires qui les suivent. Cette manière de voir ne repose évidemment pas sur des bases très solides, mais n'en constitue pas moins une hypothèse de travail intéressante.

VACUOLES DIGESTIVES

Ces vacuoles, que l'on rencontre dans tous les Protozoaires (Amœbiens et Infusoires), Animaux qui englobent directement les particules alimentaires dans leur protoplasme, par phagocytose, ne sont représentées, parmi les Végétaux, que chez les Myxomycètes. On sait que les myxamibes et le plasmode de ces Champignons sont constitués de protoplasma nu, sans enveloppe squelettique et ont la propriété d'ingérer leur aliment, sous forme de particules solides qu'elles englobent. Lorsqu'une myxamibe ou un plasmode rencontrent, dans leur mouvement de progression, une particule alimentaire ou une Bactérie, celles-ci ne peuvent, en raison de la tension superficielle, pénétrer directement dans le cytoplasme : elles offrent une résistance à la progression de la masse protoplasmique, qui se déprime à leur niveau et finit par se refermer au-dessus d'elle. Le corps étranger est alors englobé dans le protoplasme, mais, en même temps que lui, est englobée une petite partie de l'eau qui l'entoure et au sein de laquelle il reste enfermé. La gouttelette ainsi incluse dans le protoplasme est ce qu'on nomme une *vacuole digestive*. On voit donc que les vacuoles digestives ont une *origine exogène* qui les distingue des vacuoles ordinaires : elles résultent d'un processus de phagocytose.

Les vacuoles digestives n'ont pas été étudiées d'une manière spéciale chez les Myxomycètes : on sait seulement, par un travail de SKUPIENSKI sur *Didymium nigripes*, cultivé en milieu additionné de rouge neutre, que

ces vacuoles prennent le colorant et qu'elles se distinguent par leur dimension et leur contenu, des petites vacuoles d'origine endogène, qui se colorent plus fortement par le rouge neutre et paraissent constituées par un contenu colloïdal condensé. Par contre, d'importants travaux ont été faits sur les vacuoles digestives des Infusoires ciliés et des Amibes. Il a été démontré que, dans ces Protozoaires, il existe toujours, en même temps que des vacuoles digestives, de nombreuses granulations colorables vitalement par le bleu de méthylène et le rouge neutre et connues depuis longtemps sous le nom de *granula*. D'après les recherches de Fortner, ces granulations sont des grains de sécrétion inclus dans une petite vacuole et Volkonsky a montré dernièrement que, par les méthodes d'imprégnation argentique et osmique, les granula se comportent comme des éléments de Golgi. Les granula peuvent donc être considérés comme de petites vacuoles renfermant un grain de sécrétion.

Nierenstein a pu suivre sous le microscope, par coloration vitale au rouge neutre, toute l'évolution des vacuoles digestives dans un *Paramœcium*. Ce savant a constaté que, lorsqu'une vacuole digestive se forme, la plus grande partie des granula, c'est-à-dire des vacuoles d'origine interne, vient s'accoler à sa surface externe. Au sein de la vacuole digestive apparaît à ce moment une substance, qui agglutine les Bactéries que cette dernière contient et qui se colore par le rouge neutre, en présentant une réaction acide. Cette substance groupe toutes les Bactéries au centre de la vacuole digestive en un « bol alimentaire ». Ensuite, la vacuole digestive diminue de taille et les granula, primitivements accolés à sa surface externe, pénètrent dans la vacuole, s'y gonflent en confluant et s'associent intimement au bol alimentaire pour y prendre l'aspect d'une sorte de morula. Bientôt, la vacuole digestive augmente de taille et prend une réaction alcaline, tandis que les granula se dissolvent en son sein. C'est alors que commence la digestion des Bactéries. Dans la suite, la vacuole digestive diminue de volume et finit par être rejetée.

D'après les recherches récentes de Volkonsky, les petites vacuoles, d'origine endogène, qui renferment chacune dans leur intérieur un grain de sécrétion et se fusionnent à la vacuole digestive, sont assimilables aux vacuoles ordinaires et le grain qu'elles renferment correspondrait à un ferment digestif. Ainsi, les vacuoles digestives diffèrent des vacuoles ordinaires par leur origine exogène. Il resterait à savoir si, malgré leur origine différente, ces vacuoles doivent être radicalement séparées des vacuoles ordinaires. Ce sont certainement aux vacuoles digestives qu'il faut rapporter les vacuoles obtenues expérimentalement par Pfeffer dans le plasmode de *Chondrioderma difforme* et dont il a été question précédemment. Nous avons vu que ces vacuoles résultaient de la dissolution de cristaux d'asparagine ingérés par le plasmode placé d'abord dans une solution saturée d'asparagine, puis reporté dans l'eau pure. Si l'on admet que les vacuoles ordinaires résultent de l'hydratation de grains de sécrétion élaborés par le cytoplasme, il ne semble pas qu'il y ait une différence essentielle entre ce mode de formation et celui des vacuoles digestives.

VACUOLES CONTRACTILES OU PULSTATILES

Il importe, au contraire, de faire une place tout à fait spéciale aux *vacuoles* ou *vésicules contractiles*, ou *pulsatiles*, que l'on rencontre dans beaucoup de Protozoaires (Infusoires et Rhizopodes) et que l'on retrouve, parmi les Végétaux, dans les Myxomycètes et les Euglènes et, d'une manière plus générale, dans les cellules flagellées de la plupart des Algues inférieures. Ce sont de petites cavités creusées dans le cytoplasme, remplies d'eau, et dont la capacité varie d'une manière rythmique. Ces vacuoles sont animées, en effet, d'un mouvement rythmique de diastole et de systole résultant du relâchement et de la contraction du cytoplasme qui les entoure ; elles occupent un emplacement déterminé au voisinage de la périphérie de la cellule et communiquent avec l'extérieur par un pore ; elles sont surtout connues chez les Infusoires. Nassonow a montré qu'elles sont pourvues d'une membrane distincte, qui noircit par les méthodes d'imprégnation osmique utilisées pour la différention de l'appareil de Golgi et qui paraît avoir une constitution lipoïdique. En raison de ces caractères, ce savant a cru pouvoir assimiler la vacuole pulsatile à l'appareil de Golgi, mais cette opinion n'a pu être confirmée. La paroi de la vacuole pulsatile est particulièrement développée dans divers Infusoires Péritriches, tels que *Campanella umbellaria* où elle a été étudiée par Fauré-Fremiet. Cette paroi, très épaisse, paraît avoir une constitution lipoprotéique ; à la fin de la systole, elle se creuse de petites vacuoles qui se vident ensuite dans la vacuole contractile.

Les vacuoles contractiles ne se colorent généralement pas par les colorants des vacuoles ordinaires et, dans les cas où elles se colorent, la coloration ne se produit que dans les phases qui précèdent la mort des cellules. D'après Fortner, les vacuoles contractiles se coloreraient par un colorant acide, le bleu d'alizarine. Les vacuoles contractiles ne renferment, ni produit de réserve, ni ferments et il est aujourd'hui établi qu'elles constituent un organite tout à fait distinct des vacuoles ordinaires. La vacuole contractile est un organe souvent inconstant, que l'on peut faire disparaître en élevant la concentration du milieu, et certains auteurs admettent qu'elle représente un appareil de régulation osmotique.

AUTRES FORMATIONS PARAPLASMIQUES OU ENCLAVES DU CYTOPLASMA

En dehors des deux systèmes d'éléments figurés: le chondriome et les vacuoles contenues, à côté du noyau, dans le cytoplasma, on a signalé, dans ce dernier, d'autres formations spéciales à certaines cellules seulement. De plus, on trouve dans le cytoplasme de la plupart des cellules, des enclaves diverses qui sont des produits de réserve ou de déchets, et dont la présence est purement transitoire. Toutes ces formations appartiennent au para-

plasme et ne font pas partie de la substance vivante. Nous n'examinerons ici, parmi ces formations, que celles présentant un caractère très général.

Chromidies. — On a décrit, dans les Protozoaires et dans beaucoup de Végétaux unicellulaires, la présence, dans le cytoplasme, de granulations chromatiques que l'on a considérées comme des particules de chromatine émanées du noyau. Ces mêmes granulations ont été retrouvées également dans les cellules des Métazoaires et des Végétaux supérieurs. On les a désignées sous le nom de *chromidies*, et on leur a attaché une grande importance.

On a étudié en détail les chromidies dans un précédent chapitre (Cf. p. 250) ; on ne fera donc que répéter ici la conclusion sceptique déjà indiquée : sauf, peut-être, chez quelques Protistes, il est démontré aujourd'hui que les chromidies, qui n'ont d'ailleurs jamais été caractérisées histochimiquement, ne sont pas des émanations nucléaires, mais des granulations vacuolaires ou des résidus de chondriosomes altérés par les fixateurs.

Ergastoplasme. — Il y a lieu de signaler, à titre rétrospectif, des formations décrites, pour la première fois, dans les cellules animales, par les frères Bouin et par Garnier, puis désignées, par A. Prenant, sous le nom d'*ergastoplasme*. Ce sont des formations, en réalité, assez mal définies, qui se présentent sous forme de lamelles disposées en feuillets ou en filaments spiraloïdes et ont une vive affinité pour les colorants nucléaires. On les a observés dans la plupart des cellules glandulaires et on leur a attribué un rôle important dans les phénomènes sécrétoires.

La présence de formations ergastoplasmiques a été signalée par les frères Bouin dans le sac embryonnaire des Liliacées, puis retrouvée ensuite, dans beaucoup d'autres cellules végétales, notamment dans les cellules nourricières du pollen (J. Bonnet), dans les antipodes (Souèges), dans les cellules du suçoir micropylaire de l'albumen de *Veronica persica* (Dop), etc.

Tous les cytologistes sont aujourd'hui d'accord pour reconnaître que les formations ergastoplasmiques n'ont aucune réalité ; ce sont, le plus souvent, de simples artifices de préparation correspondant à des figures d'altération, sous l'influence des fixateurs, des chondriosomes ordinaires, des plastes ou des vacuoles ; peut-être aussi correspondent-elles à des différences de composition chimique dans certaines régions du cytoplasme.

Il a été démontré, par exemple, que les formations ergastoplasmiques du sac embryonnaire des Liliacées représentent, pour une part, des figures d'altération de protéoplastes, et, pour l'autre, des images résultant d'une digestion de ces corps, phénomène se produisant normalement à la fin du développement du sac embryonnaire (Guilliermond). Dans les cellules nourricières du pollen, les formations ergastoplasmiques semblent correspondre à des phases de dégénérescence des chondriosomes ; ceux-ci prennent l'aspect de grosses vésicules ; puis apparaissent des éléments flexueux, spiralés, résultant probablement de la rupture des vésicules (Mascré).

Dans d'autres cas, les formations ergastoplasmiques des cellules végé-

tales résultent d'altérations produites par les fixateurs dans des corpuscules intravacuolaires. C'est ainsi que, dans l'épiderme de la plantule de Ricin, GUILLIERMOND a signalé des formations spiraloïdes ou en forme

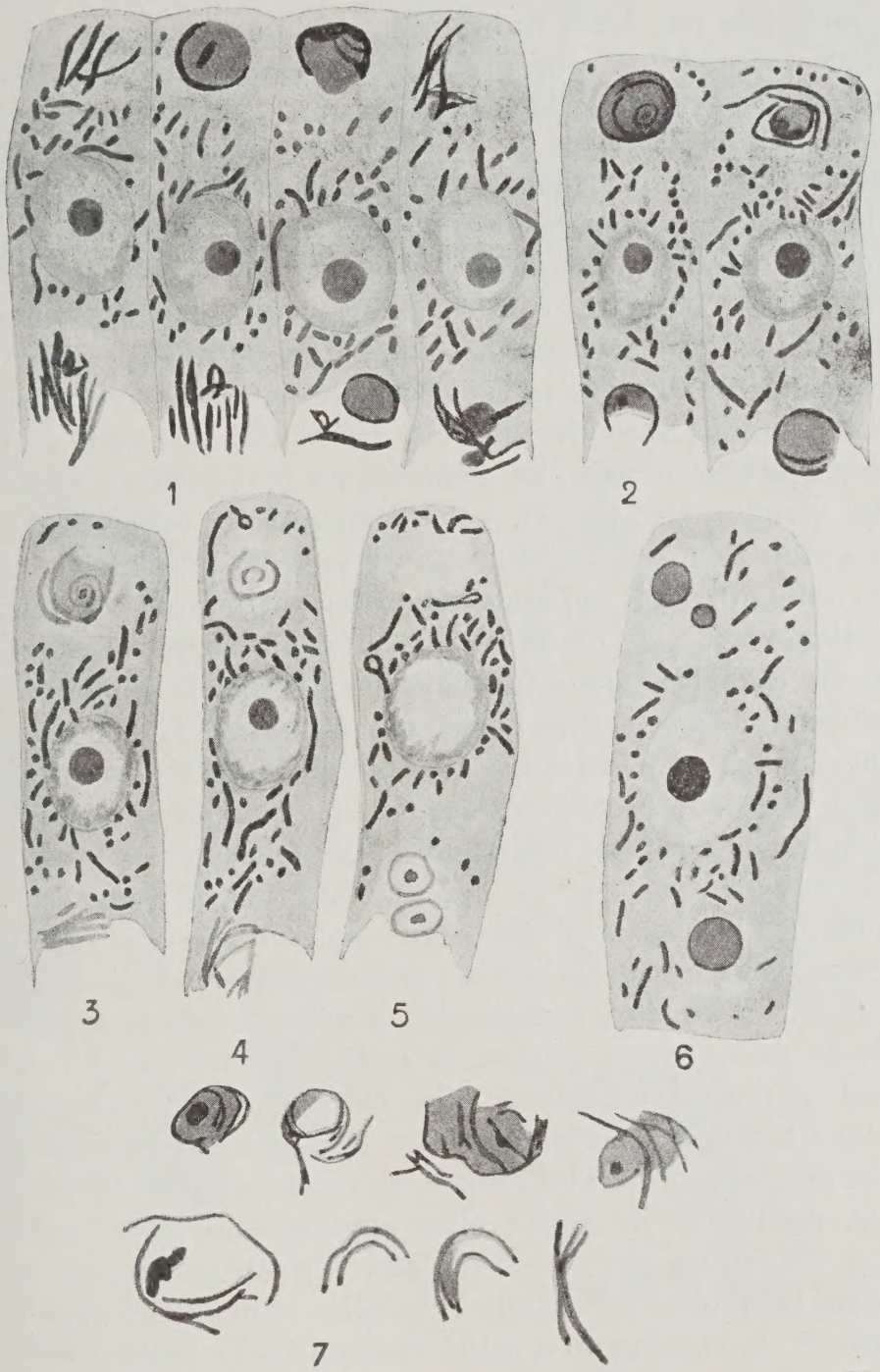


FIG. 185. — Cellules épidermiques de l'hypocotyle du Ricin avec formations présentant l'aspect d'un ergastoplasme. 1 à 6, aspect de ces formations dans l'ensemble de la cellule. 7, diverses phases de l'évolution de ces éléments (méthode de Benda ; d'après GUILLIERMOND, 1924).

de lamelles feuilletées, qui coexistent avec les chondriosomes ordinaires et les plastes et appartiennent à la vacuole ; cette dernière renferme de gros corpuscules qui, sous l'influence des fixateurs chromo-osmiques, se décomposent en zones concentriques ; puis celles-ci se déchirent et se déroulent, donnant lieu à des figures spiraloïdes pouvant présenter ensuite l'aspect de

lamelles feuilletées (fig. 185). Les grains d'aleurone, en s'hydratant et se transformant en vacuoles, donnent souvent lieu aussi à des figures analogues provenant de la dissolution des cristalloïdes et des globoïdes. Il semble que certains corps, désignés, dans les cellules animales, sous le nom de *parasomes*, caractérisés par leurs formes de corpuscules entourés de lamelles concentriques et que l'on rencontre souvent associés avec des formations ergastoplasmiques, rentrent dans le même cas.

Microsomes, granulations lipoïdiques et enclaves à huiles essentielles. — On trouve, dans la plupart des cellules végétales, sinon dans toutes, mais en plus ou moins grand nombre selon les cas, de petites sphérules isolées ou parfois réunies en chaînettes courtes, ou en petites masses muriformes, qui se distinguent des chondriosomes par leur vive réfringence, leurs déplacements beaucoup plus rapides sous l'action des courants cytoplasmiques et par leurs dimensions variables (fig. 186, 187 et 188). Ce sont, en raison de leur réfringence très accusée, les éléments les plus faciles à observer dans les cellules vivantes (fig. 186, *1*). A l'ultramicroscope, ces sphérules sont, en général, les seuls éléments visibles et elles sont encore plus distinctes qu'à l'éclairage ordinaire ; elles apparaissent fortement lumineuses dans le cytoplasme optiquement vide, où on les voit se déplacer très rapidement dans les trabécules cytoplasmiques invisibles, mais dont leur mouvement permet précisément de reconnaître l'existence. Les plus petits de ces grains ont un diamètre inférieur à celui des mitochondries, les plus gros peuvent dépasser de beaucoup le volume de celles-ci. Leur forme est toujours parfaitement sphérique (« boule de billard »). Ces sphérules sont toutes osmioréductrices, et se colorent par le bleu d'indophénol, le rouge écarlate et le rouge soudan. Elles sont solubles dans les solvants des graisses. Elles présentent souvent les caractères des graisses neutres ; dans d'autres cas elles paraissent avoir une constitution plus complexe et appartenir aux graisses phosphorées (coloration par la méthode de Dietrich). Il est probable aussi qu'une partie d'entre elles correspond à des essences si fréquentes dans les cellules végétales. Ces sphérules, étant solubles dans le xylol, ne se retrouvent, dans les coupes, qu'après fixation par des mélanges renfermant de l'acide osmique ; elles apparaissent alors brunies par ce réactif. Ces sphérules correspondent aux formations depuis longtemps décrites dans la plupart des cellules végétales et animales sous le nom de microsomes. P. A. Dangeard a attiré récemment l'attention sur ces corps qu'il a désignés sous le nom de *sphérosomes* et pour lesquels il crut pouvoir créer un système permanent de la cellule qu'il confondit avec le chondriome et auquel il donna le nom de *sphérome*. Il le définit ainsi : « le sphérome est constitué par l'ensemble des microsomes ; ces microsomes sont de petites sphérules très réfringentes, d'aspect oléagineux et qui noircissent par l'acide osmique » (1). Mais ces termes, impliquant la notion d'un système spécial et

1. P.-A. Dangeard a récemment démembré le sphérome ; il reconnaît, en effet, que, sous ce nom, il avait autrefois confondu les *cytosomes* (= mitochondries ordinaires, de Guilliermond, cf. p. 62), dont est constitué le *cytome*, et des gouttelettes huileuses, éléments constants de la cellule dont l'ensemble constituerait l'*ergastome*.

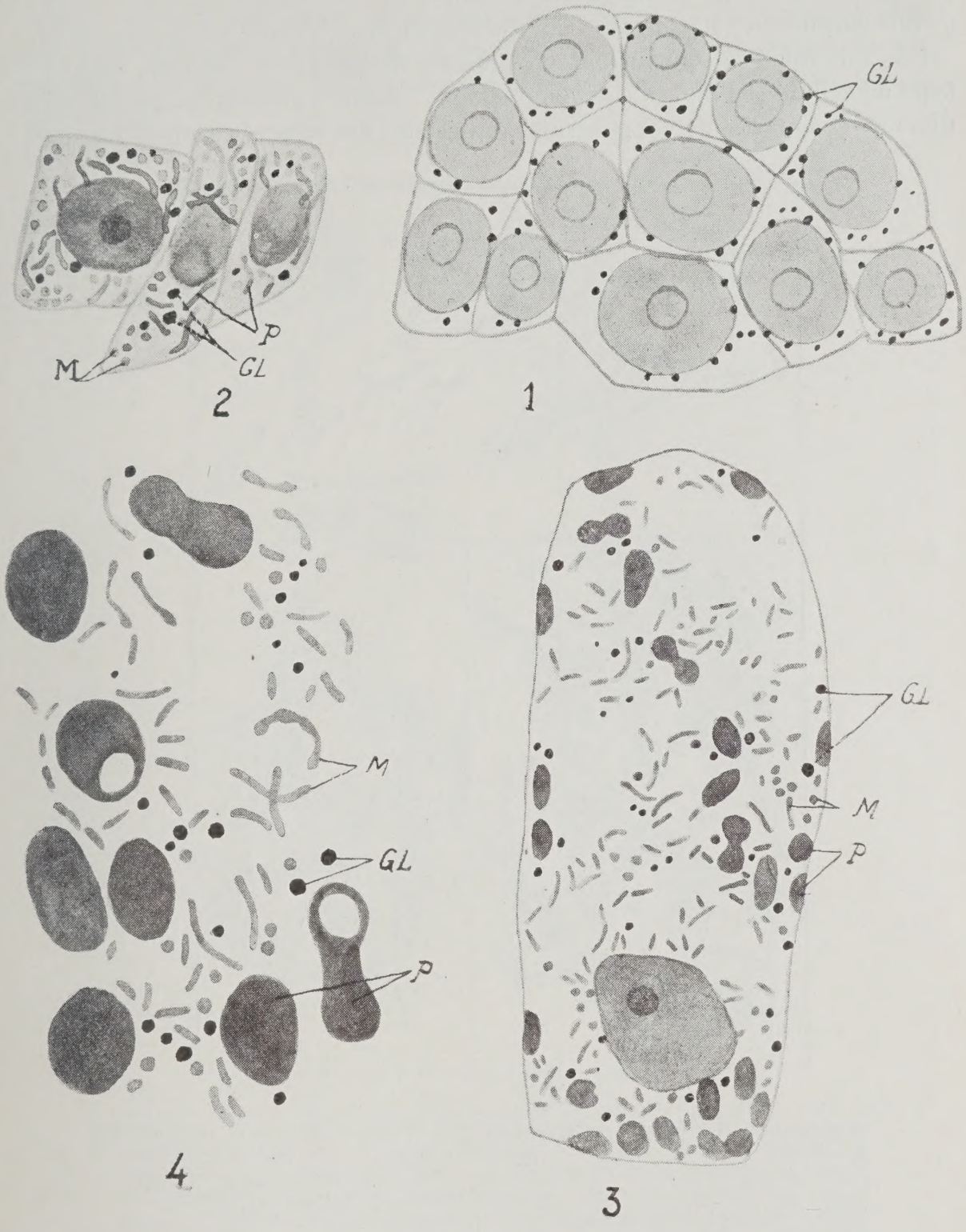


FIG. 186. — Granulations lipoïdiques chez *Elodea canadensis*. — 1, Extrémité du méristème terminal de la tige, *in vivo* : les granulations lipoïdiques sont, seules, visibles dans le cytoplasme. — 2, cellules d'une jeune ébauche foliaire, fixée par le liquide de Meves : P, plastes ; M, autres chondriosomes ; Gl, granulations lipoïdiques. — 3, cellule adulte d'une feuille : P, chloroplastes ; M, autres chondriosomes ; Gl, granulations lipoïdiques. — 4, chondriome (plastes et autres chondriosomes) et granulations lipoïdiques d'une feuille semblable, figurés à un très fort grossissement (méthode de Meves et coloration par la fuchsine acide ; × 3000) : les plastes et les chondriosomes sont colorés en rouge par la fuchsine et les granulations lipoïdiques teintes en brun par l'acide osmique (d'après GUILLIERMOND, 1922).

permanent du cytoplasme ne sauraient être retenus ; il est préférable de désigner de tels corpuscules sous le nom de *granulations lipoïdiques* (GUILLIERMOND).

Ces sphérules se rencontrent en plus ou moins grand nombre, selon le type de cellule et l'état du développement. Leur signification paraît très diverse. Une partie de ces sphérules représente des réserves graisseuses, une

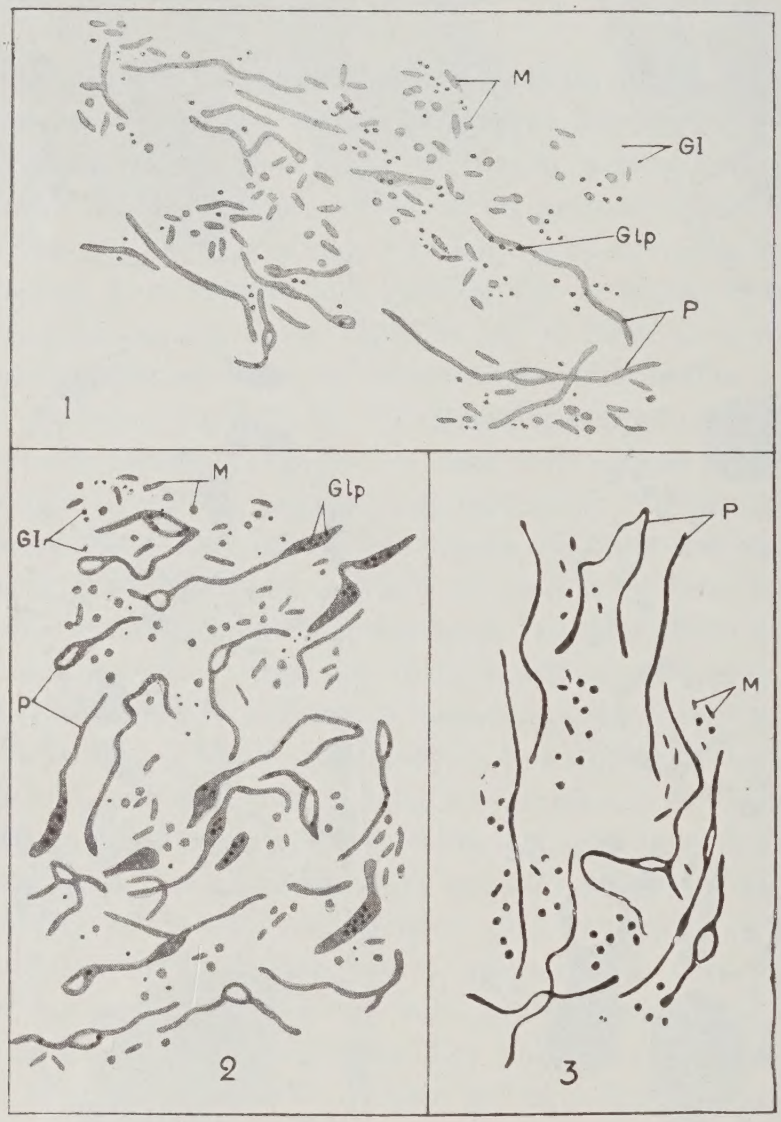


FIG. 187. — Chondriosomes et granulations lipoïdiques dans une cellule épidermique de la feuille d'*Iris germanica*. — 1, *in vivo*. — 2, méthode de Meves et coloration par la fuchsine acide. — 3, méthode de Regaud : les granulations lipoïdiques ne sont pas visibles parce qu'elles n'ont pas été fixées. — P : plastes teints en rouge par la fuchsine acide ; M, autres chondriosomes ; Glp, granulations lipoïdiques noircies par l'acide osmique (d'après GUILLIERMOND, 1924).

autre des gouttelettes d'essences; mais, il semble que la plupart correspondent à une sorte de démasquage des lipoïdes qui constituent le complexe lipo-protéique du cytoplasme (lipophanérose) analogue à celui qui paraît se produire dans les plastes : on peut admettre que, sous certaines influences, les lipoïdes combinés aux protéides se sépareraient du complexe et se précipiteraient dans le cytoplasme sous forme de sphérules. La dégénérescence graisseuse des cellules ne serait que l'exagération de ces processus

(Guilliermond). Dans les cellules qui élaborent des graisses de réserve, celles-ci apparaissent de la même manière, mais en nombre considérable ; puis elles grossissent beaucoup et se fusionnent pour constituer de gros globules. Les essences apparaissent de la même manière dans les cellules sécrétrices.

Fig. 188. — Chondriosomes et granulations lipoïdiques dans les cellules épidermiques des pétales d'*Iris germanica*. — 1. Sur le vivant. — 3, après traitement par la méthode de Meves et coloration par la fuchsine acide ; P, plastes ; M, chondriosomes ordinaires, colorés en rouge par la fuchsine ; Gl, globules lipoïdiques noircis par l'acide osmique. — 4, cellule traitée par l'acide osmique : les granulations lipoïdiques noircies par l'acide osmique sont seules représentées. — 2. Chondriome fixé et coloré par la méthode de Regaud ; les granulations lipoïdiques ne sont pas mises en évidence (d'après Guilliermond, 1924).

Autres enclaves : grains de sécrétion. — On peut trouver dans le cytoplasme, beaucoup plus rarement, des cristalloïdes protéiques qui seront étudiés dans le chapitre consacré aux produits du métabolisme.

On a décrit, dans les cellules animales les plus diverses, et spécialement dans les cellules glandulaires, des grains de nature protéique possédant

généralement une forte affinité pour les colorants basiques (grains basophiles) ou, plus rarement, pour les colorants acides (grains acidophiles) et dont la présence est transitoire. Ces grains apparaissent d'abord très petits, puis grossissent, « mûrissent ». Fréquemment, ils se dissolvent en un produit qui est excrété au dehors de la cellule. Beaucoup de ces grains sont colorables par le rouge neutre.

Parmi ces grains, on peut citer ceux qui ont été découverts par Claude Bernard dans les cellules pancréatiques (grains de Claude Bernard). On admet généralement qu'ils représentent la substance active de la sécrétion (par exemple la diastase pour les glandes telles que le pancréas) ; d'où le nom de grains de zymogène qu'on a donné à beaucoup d'entre eux. Cependant, cette manière de voir n'est pas prouvée, car on n'a pas constaté de relations directes entre la disparition de ces grains et la production du ferment. Aussi, certains cytologistes pensent-ils que ces grains n'ont qu'un rapport indirect avec le ferment et ne lui fournissent qu'une partie de ses constituants.

On a signalé, d'autre part, dans beaucoup de cellules animales, la présence de granulations colorables vitalement par le rouge neutre (granula d'Arnold et de von Mölnendorf) qui paraissent analogues aux grains de sécrétion dont nous venons de parler, bien que beaucoup d'entre eux ne puissent être conservés par les fixateurs.

Il est curieux de constater qu'on ne trouve pas, en général, de formations de ce genre dans les cellules végétales, où l'on a pu, cependant, localiser des cellules spécialisées dans la fonction de sécrétion des diastases. On ne connaît guère de grains colorables qui ne soient localisés dans les vacuoles, et la plupart des grains que l'on met en évidence dans les vacuoles résultent, comme nous l'avons vu, de la précipitation, sous l'influence des fixateurs et des colorants vitaux, des substances colloïdales se trouvant à l'état de solution dans le suc vacuolaire. Nous avons vu que, d'après les recherches récentes de Parat, les grains de sécrétion des cellules animales, en particulier les grains de Cl. Bernard, naissent dans des vacuoles. Il n'y a donc, par conséquent, pas de différence, de ce point de vue, entre la cellule animale et la cellule végétale et les grains de sécrétion, ainsi que les granula d'Arnold et de von Möllendorf, paraissent représenter des éléments vacuolaires.

On connaît, cependant, dans les Cyanophycées, des grains basophiles qui sont localisés dans le cytoplasme lui-même et qu'on a désignés sous le nom de *grains de cyanophycine* ; ces grains, dont la nature est encore inconnue, sont très abondants dans les spores des Nostocacées et paraissent être des produits de réserve. On a signalé aussi, dans les Levures, des granulations cytoplasmiques sidérophiles, connues sous le nom de *grains basophiles* et diversement interprétées : les recherches de Guilliermond ont démontré qu'elles correspondent à des mitochondries gonflées par les fixateurs.

Symbiotes intracellulaires. — Certaines cellules renferment, d'une manière constante, dans leur cytoplasme, des organismes étrangers (Algues,

Bactéries, Champignons) qui ne paraissent pas nuire à leur développement, et qui, parfois même, leur sont utiles. On appelle *symbiose* cette réunion de deux êtres vivants qui sont adaptés à vivre ensemble. On a considéré d'abord la symbiose comme l'association de deux êtres se rendant des services réciproques, mais on tend actuellement à renoncer à cette conception mutualiste et il semble démontré, à la suite des travaux de Noël Bernard, que la symbiose est à la frontière de la maladie, qu'elle réalise un état d'équilibre, une sorte de parasitisme devenu nécessaire par une longue adaptation entre l'hôte et le parasite, dont l'hôte peut secondairement bénéficier. Dans beaucoup de cas aussi, elle paraît être un simple parasitisme inoffensif. On a désigné, sous le nom de *symbiotes*, les organismes étrangers qui vivent en symbiose dans les cellules.

La symbiose apparaît de plus en plus fréquente et joue un rôle important en cytologie. L'un des exemples les plus classiques de symbiose est celui des cellules des nodosités des Légumineuses qui renferment des Bactéries symbiotes : celles-ci vivent aux dépens des Légumineuses, profitent des produits de la photosynthèse de l'hôte, mais ont la propriété de fixer l'azote atmosphérique dont la Légumineuse bénéficie. Dans divers Protozoaires (Vorticelles, *Stentor*) et dans les cellules de l'Hydre verte, on trouve, constamment, dans le cytoplasme, des Algues unicellulaires connues sous le nom de Zoochlorelles et auxquelles ces cellules doivent leur coloration verte. On pense que ces Zoochlorelles, qui se nourrissent aux dépens du cytoplasme de l'hôte, font bénéficier celui-ci des glucides qu'elles fabriquent, ainsi que de l'oxygène qu'elles libèrent grâce à leur photosynthèse.

Les racines de beaucoup de plantes renferment dans leur intérieur des filaments de Champignons qu'on nomme *mycorhizes*, et qui, souvent, leur sont nécessaires. C'est le cas, par exemple, des racines d'Orchidées, et l'on sait que les mycorhizes infestent les embryons d'Orchidées dès la germination, celle-ci ne pouvant se produire normalement que sous l'influence du Champignon (N. Bernard).

On observe également, dans certaines cellules des corps adipeux des Homoptères, la présence constante de Levures et l'on a démontré que celles-ci se transmettent héréditairement par l'œuf (Pierantoni, Sulc, etc...). Enfin, dans les corps adipeux des Blattes, se trouvent également, d'une manière permanente des bâtonnets qui, bien qu'on n'ait jamais pu réussir à les cultiver, représentent certainement des Bactéries, car ils en offrent la forme, la structure et le mode de multiplication. Ces éléments, appelés *bactéroïdes*, se transmettent héréditairement à partir de l'œuf, et ont été retrouvés même dans les Blattes provenant des élevages aseptiques réalisés par Wolmann.

La présence de ces symbiotes dans beaucoup de cellules a amené différents auteurs à penser que les chloroplastes des Végétaux supérieurs pourraient n'être autre chose que des Algues symbiotes. Plus récemment, Portier a formulé l'hypothèse que les plastes et les chondriosomes représenteraient des symbiotes que renfermerait obligatoirement toute cellule, et qui joueraient un rôle essentiel dans son assimilation ; ce sont ces

symbiotes qui présideraient à toutes les synthèses de la cellule, et, sans eux, la cellule serait incapable d'assimiler. Cette hypothèse, soutenue aussi, en Amérique, par WALLIN, reposait sur la grande ressemblance morphologique qui existe entre les chondriosomes et les Bactéries, et sur le pouvoir de se diviser de ces deux catégories d'éléments. Elle trouvait, enfin, un autre argument dans ce fait que les Bactéries symbiotes, en particulier celles des nodosités des Légumineuses, se colorent par les méthodes mitochondriales de la même manière que les chondriosomes.

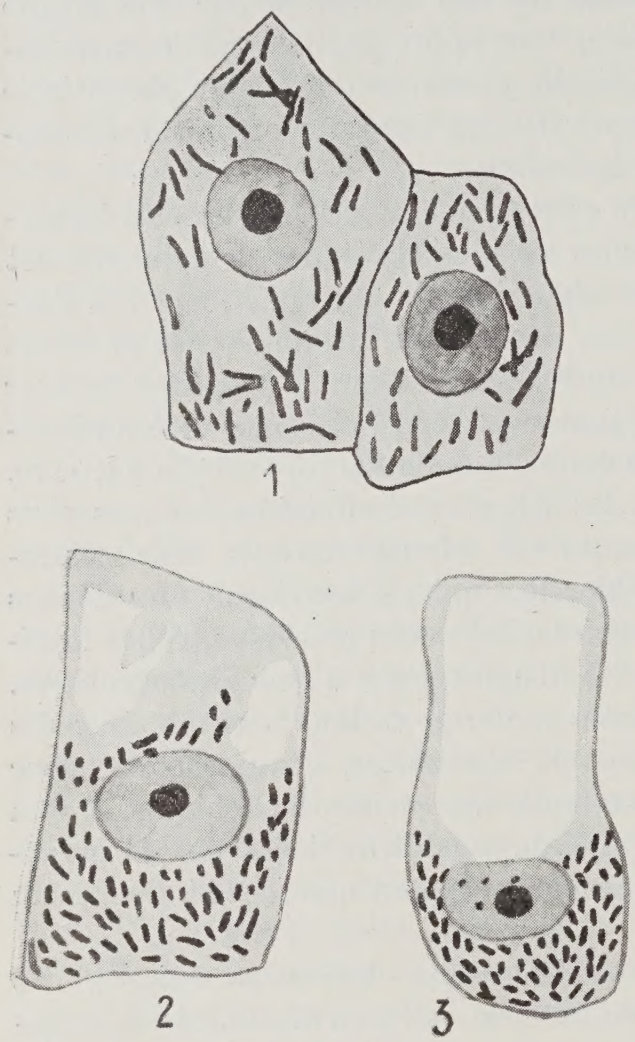


FIG. 189. — 1, Cellules du tissu bactérien d'une nodosité des racines du Lupin, avec ses symbiotes. — 2 et 3, Cellules analogues après centrifugation : les bactéroïdes sont repoussés, avec le noyau, sur un côté de la cellule (d'après MILOVIDOV, 1928).

Mais on a démontré que cette conception est insoutenable car, si les Bactéries symbiotes se colorent comme les chondriosomes, ce qui ne signifie rien, étant donné que les méthodes mitochondriales ne sont pas spécifiques, elles en diffèrent profondément par leur résistance à tous les fixateurs qui dissolvent les chondriosomes. Il y a même, dans cette résistance aux fixateurs renfermant de l'alcool et de l'acide acétique, un moyen de distinguer les chondriosomes des Bactéries symbiotes. Les symbiotes, en outre, n'ont pas l'extrême fragilité des chondriosomes vis-à-vis des actions osmotiques (REGAUD, GUILLIERMOND, LAGUESSE).

L'hypothèse des chondriosomes symbiotes, bien qu'encore soutenue par WALLIN, n'est plus admise par personne et a été abandonnée par PORTIER. Cependant, elle a eu le mérite d'attirer l'attention des biologistes sur la confusion possible entre les chondriosomes et les Bactéries symbiotes ou parasites et de susciter d'importants travaux dans le but de trouver des méthodes permettant de distinguer, dans les cellules, les Bactéries des chondriosomes et qui ont rendu de grands services en cytologie pathologique. C'est ainsi que MILOVIDOV a montré qu'en centrifugeant les cellules renfermant des Bactéries symbiotes, celles-ci, plus lourdes que les chondriosomes, viennent s'accumuler sur un côté de la cellule, tandis que les chondriosomes, d'un poids

semblable à celui du cytoplasme, restent disséminés dans toute la cellule (fig. 189). Enfin, on a trouvé certaines techniques permettant la différenciation simultanée des Bactéries symbiotes et des chondriosomes par des couleurs différentes dans une même cellule (E.V.Cowdry et Olitsky, Duesberg, Milovidov). Par ces méthodes, Milovidov a pu suivre la destinée des

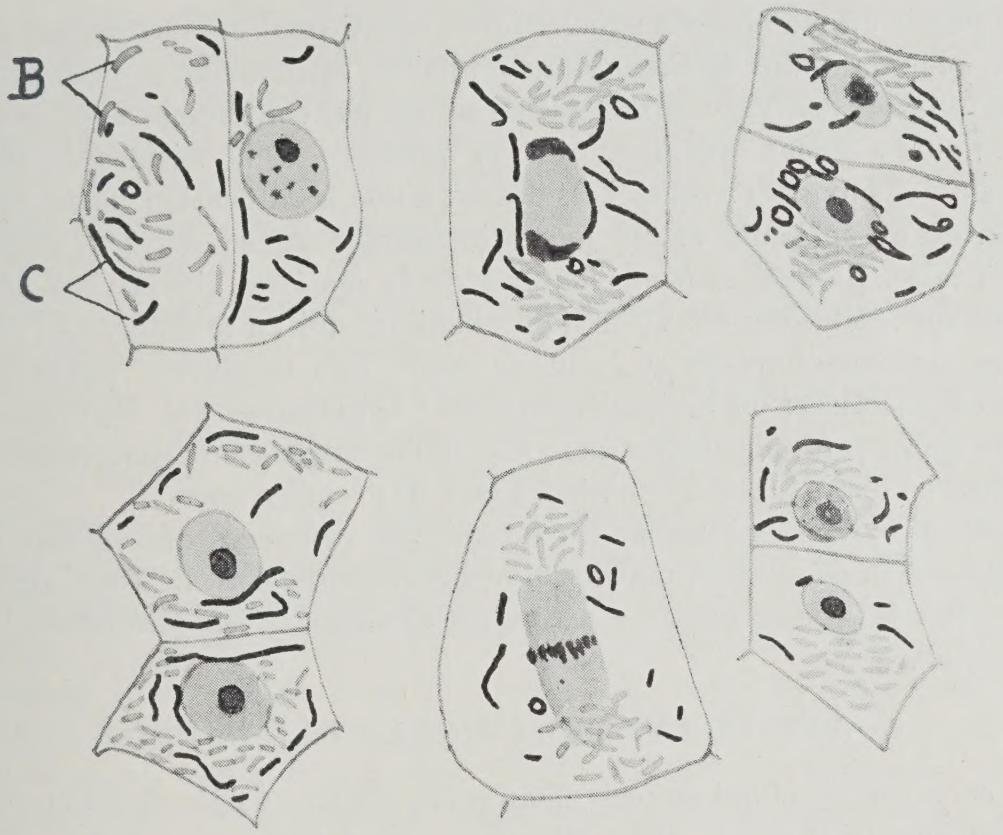


Fig. 190. — Cellules du tissu bactérien de Lupin (après action d'une méthode permettant de colorer différemment les bactéroïdes et le chondriome). Les bactéroïdes sont représentés en gris et les chondriosomes en noir. Pendant la mitose, les bactéroïdes se placent aux pôles (d'après Milovidov, 1928).

chondriosomes et des Bactéries symbiotes pendant le partage des cellules du tissu bactérien des racines de Lupin et a démontré que les Bactéries et les chondriosomes se répartissent, les uns et les autres, entre les deux cellules-filles, mais d'une manière différente : les Bactéries symbiotes sont attirées aux deux pôles de la figure mitotique, tandis que les chondriosomes restent disséminés autour du fuseau achromatique (fig. 190).

CHAPITRE VII

LES PAROIS SQUELETTIQUES

Les parois ou membranes squelettiques constituent ces enveloppes résistantes, plus ou moins épaisses, dans lesquelles est contenu le protoplasma chez la plupart des Végétaux. Elles ne seront pas confondues avec la pellicule, le plus souvent très fine, dont la présence à la surface du protoplasma a été supposée ; celle-ci résulterait d'une modification locale, superficielle, du cytoplasma, serait partie intégrante de ce dernier ; celles-là, au contraire, paraissent être, vis-à-vis de la matière vivante, ce que la coquille du Mollusque est vis-à-vis de l'animal qui l'a sécrétée. Les protoplasmes qui ne sécrètent pas autour d'eux une membrane squelettique sont exceptionnels ; on les qualifie de *nus* : le plasmode des Myxomycètes est une masse protoplasmique nue ; les cellules sexuelles (oosphères et spermatozoïdes) des Végétaux supérieurs sont des cellules nues.

On étudiera successivement les *constituants chimiques* qui entrent dans la composition des *parois*, puis les diverses manières dont ils sont associés, c'est-à-dire les *divers types de parois squelettiques* et leurs *caractères morphologiques.*

CONSTITUANTS CHIMIQUES DES PAROIS

La constitution chimique des membranes est très variée et a fait l'objet de multiples recherches. Afin d'exposer aussi clairement que possible l'état actuel de cette question si complexe, on distinguera, comme l'a proposé Mangin, dont les travaux ont si grandement contribué à la connaissance des parois squelettiques, des *constituants fondamentaux* des membranes et des *constituants accessoires.* Les constituants fondamentaux sont des substances répandues, d'une manière générale, dans certains grands groupes végétaux et, surtout, qui existent primitivement dans les membranes, dès le début de la formation de celles-ci. Les constituants accessoires, au contraire, sont des substances plus ou moins répandues, mais qui n'apparaissent que secondairement dans les membranes, qui sont ajoutées aux substances fondamentales, à certains moments de la vie de la plante, ou dans certains organes de celle-ci, en vue de fonctions déterminées. Cette distinction conduit à étudier successivement les constituants fondamentaux, puis les constituants accessoires des membranes.

LES CONSTITUANTS FONDAMENTAUX

Ce sont les *celluloses*, les *composés pectiques*, la *callose*, la *chitine*, tous holosides, auxquels il faut, peut-être, ajouter des *protéides.* Les caractères généraux de celles-ci étant connus, on n'envisagera ici que les composés glucosidiques.

Celluloses. — Ce nom désigne un groupe d'holosides solides et cristallisables, insolubles dans la plupart des solvants neutres ou alcalins ; ces corps ne sont dissous — et c'est là une de leurs propriétés fondamentales — que par la solution ammoniacale d'oxyde de cuivre appelée réactif de Schweizer ; la cellulose peut alors être précipitée de ces dissolutions par l'eau, à l'état de masses cristallines. La constitution chimique des celluloses n'est pas encore complètement connue, malgré les innombrables travaux dont ces corps ont fait l'objet ; il suffira d'indiquer ici que leur poids moléculaire est très élevé et que, par hydrolyse, ils se décomposent totalement en un nombre extrêmement élevé de molécules de glucose ; l'hydrolyse ménagée permet, d'ailleurs, d'isoler certains intermédiaires entre la cellulose et le glucose : ce sont des sucres tels que le *cellobiose* C^{12} H^{22} O^{11}, le *cellotriose* C^{18} H^{32} O^{16}, et peut-être un *cellotétrose* C^{24} H^{42} O^{21} ou même un *cellohexose* C^{36} H^{62} O^{31}, eux-mêmes résolubles en deux, trois, quatre, six molécules de glucose.

L'étude des spectres de diffraction fournis par la cellulose, sous l'action des rayons X, révèle, dans l'arrangement des atomes qui la constituent, une régularité telle qu'on doit se la représenter comme proche des substances cristallines. L'examen des diagrammes conduit à envisager la cellulose comme formée par l'enchaînement d'une même unité de structure (glucose ou cellobiose) se répétant un nombre de fois encore indéterminé, peut-être variable, à coup sûr considérable ; il confirme donc le résultat des études chimiques. D'autre part, la cellulose peut, dans cette analyse, se présenter sous deux formes de même constitution chimique, différant par la position relative de ses unités structurales. Dans la nature, on rencontre toujours la même forme de cellulose, ou *cellulose normale*. Une deuxième variété, dite *cellulose mercerisée*, apparaît lorsque la cellulose normale est précipitée d'une de ses solutions, ou lorsqu'elle a subi un très fort gonflement (action de la soude à 15 %).

Les celluloses sont colorées directement par le rouge Congo et, comme l'a montré Mangin, par toute une série de colorants azoïques : l'orseilline BB, le noir naphtol, la crocéine brillante, la crocéine écarlate, en milieu acide ou neutre, la benzopurpurine, la deltapurpurine, l'azobleu, l'azo-violet, enfin les bleus de benzidine, de toluidine et de xylidine, en milieu alcalin.

Enfin, les celluloses ne sont pas colorées par les réactifs iodés. Toutefois, lorsqu'ils commencent à agir, les acides changent les celluloses en substances sans doute moins polymérisées, les *hydrocelluloses*, colorables par l'iode ; et les solutions concentrées de chlorures métalliques (chlorures de calcium ou de zinc, par exemple) effectuent une transformation analogue. Sur cette propriété est basée la principale méthode de détection des celluloses dans les organes : on traite des coupes de ceux-ci par des acides (acides sulfurique, phosphorique) ou des solutions de chlorure de calcium ou de zinc ; à ces réactifs est ajouté de l'iode ; dans ces conditions, les parois cellulosiques sont colorées en bleu ou en violet.

Composés pectiques. — Les matières pectiques, bien étudiées autrefois par Mangin, sont des substances à poids moléculaire élevé, colloïdales et

jamais cristallisables. Elles sont insolubles dans le réactif de Schweizer et l'iode ne les teint ni avant, ni après traitement par d'autres réactifs ; par contre, elles sont vivement colorées par les dissolutions de rouge de ruthénium (oxychlorure de ruthénium). Par hydrolyse, elles sont décomposées en deux sucres : un hexose (sucre en C^6), le galactose, et un pentose (sucre en C^5), l'arabinose, et livrent encore d'autres substances (acides uroniques, etc...), ce qui permet de leur attribuer une constitution fort complexe, d'ailleurs encore mal connue ; leur solubilité dans l'eau est variable : une substance pectique, la *pectine*, s'y dissout à chaud, formant une solution visqueuse prenant en gelée en refroidissant ; la *pectose*, insoluble dans l'eau est facilement transformée en pectine par les acides ; l'*acide métapectique*, constituant essentiel de la gomme arabique, est complètement soluble dans l'eau, tandis que l'*acide pectique* et son sel calcique (*pectate de calcium*) sont insolubles ; mais pectose, acide pectique et pectates sont solubles dans les dissolutions d'oxalate d'ammoniaque et sont facilement changés, sous des influences très diverses, en corps formant avec l'eau des gelées plus ou moins consistantes. Aussi les substances pectiques sont-elles souvent à l'état mucilagineux.

Callose. — La callose, découverte par Mangin en 1890, est essentiellement caractérisée par ses propriétés microchimiques : un bleu d'aniline, le bleu Coton, lui confère, soit directement, soit après action de la potasse, une teinte *bleu ciel* très caractéristique. De plus, les parties des parois qui présentent cette réaction sont amorphes, insolubles dans le réactif de Schweizer, et les réactifs iodés ne les colorent en aucun cas.

La callose n'a pas été extraite à l'état pur, comme l'ont été les celluloses, et sa constitution chimique est loin d'être établie avec certitude. Toutefois, Mangin a fait connaître un objet constitué de callose apparemment presque pure et pouvant être recueilli en grandes quantités, se prêtant, par conséquent, à l'analyse chimique de cette substance : il s'agit du *Bornetina corium*, Basidiomycète inférieur dont les filaments mycéliens finissent par former autour des racines de la Vigne, aux dépens desquelles ils vivent, un feutrage continu offrant la consistance du cuir ; chaque filament est alors essentiellement constitué par une paroi squelettique très épaissie présentant les réactions microchimiques de la callose. Or l'hydrolyse de ces membranes coriaces *produit exclusivement du glucose.*

Il existerait, d'après Mangin, diverses variétés de callose, différant par le degré de condensation de la molécule. Les calloses les plus polymérisées seraient celles que le bleu Coton colore seulement après action de la potasse; les calloses immédiatement colorables seraient les moins condensées.

Chitine. — La chitine est un oside azoté, insoluble dans l'eau, les solvants organiques, le réactif de Schweizer, etc... Chauffée à 180° avec de la lessive de potasse, elle se transforme en *chitosane* et en *acide acétique* ; le chitosane lui-même est hydrolysé par les acides avec production d'un sucre aminé, très voisin du glucose (dérivant de ce dernier par substitution d'un groupe aminogène NH^3 à un hydroxyle alcoolique OH),

la *glucosamine*, et d'*acide acétique*. Au cours de cette hydrolyse apparaissent des produits que l'iode colore en violet ; aussi, pour déceler la chitine dans les membranes, les coupes d'organes, préalablement chauffées dans la potasse, sont traitées par une solution iodée, additionnée d'un acide dilué : les parois chitineuses deviennent violettes. La chitine végétale paraît être identique à celle qui constitue le squelette des Arthropodes.

LES CONSTITUANTS ACCESSOIRES

Ces éléments accessoires sont les matières complexes connues sous les noms de *lignine*, *subérine* et *cutine*, les *amyloïdes* et les *hémicelluloses*, enfin des *sels minéraux* ; en outre, exceptionnellement, chez les Végétaux supérieurs, la *callose* se présente comme un constituant accessoire.

Lignine. — La lignine n'a jamais été extraite de la plante à l'état de pureté certaine (1), et sa composition est très mal connue. Il semble qu'il s'agisse là d'un mélange complexe et peut-être variable, comprenant cependant, dans tous les cas — ce serait là son caractère essentiel, — des substances aromatiques diverses, notamment de la vanilline et de la conifférine, ou, tout au moins, des produits pouvant donner naissance à ces corps, tels que l'alcool conifférylique.

Cette conception est appuyée sur un certain nombre de réactions microchimiques, communes à la « lignine » d'une part, à la vanilline ou à la conifférine d'autre part. Wiesner a montré que les membranes lignifiées sont colorées en rouge vif ou rouge violet par une solution, aqueuse ou alcoolique, de phloroglucinol, additionnée d'acide chlorhydrique concentré (2) ; or ce réactif est un de ceux par lesquels on caractérise la vanilline. — Les membranes lignifiées sont, d'autre part, colorées en bleu, ou en vert, par des solutions concentrées de phénol, ou de thymol, saturées de chlorate de potassium et additionnées d'acide chlorhydrique : réactifs caractéristiques de la conifférine.

Subérine. — La subérine, étudiée par von Höhnel, Chevreul, Kugler, Gilson, est une matière inattaquable par les acides chromique et sulfurique et dont la nature chimique est encore mal connue. Il semble, toutefois, que la subérine soit un mélange complexe de corps appartenant au groupe des lipides ; on peut en extraire, en effet, une forte proportion d'acides gras particuliers : les acide cérique, subérique, phléonique, phellonique, etc..., tous de poids moléculaire élevé et encore insuffisamment connus. On ignore quel est l'agencement de ces corps au sein de la subérine naturelle.

La nature lipidique de la subérine est bien indiquée par la réaction ca-

1. Czapek a extrait des bois une matière présentant les réactions de la lignine ; il a soutenu avoir ainsi obtenu la substance ligneuse à l'état pur et celle-ci aurait consisté, d'après lui, en une aldéhyde aromatique à laquelle il a donné le nom d'*hadromal*. Mais ce point de vue n'a généralement pas été retenu et les spécialistes (Grafe, Klason, Molisch) sont d'accord pour considérer que l'hadromal de Czapek est un mélange complexe, correspondant plus ou moins exactement à celui qui constitue la lignine.

2. Von Höhnel avait reconnu, en 1877, qu'un extrait, aqueux ou alcoolique, de bois de Cerisier, additionné d'acide chlorhydrique concentré, colore en rouge violet les éléments lignifiés des Végétaux ; il interprétait ce fait en admettant la présence, dans l'extrait, d'une substance hypothétique, qu'il appelait *xylophiline* ; en 1878, Wiesner a prouvé que cette « xylophiline » n'était autre chose que du phloroglucinol.

ractéristique de cette matière : traitées à l'ébullition par une solution concentrée de potasse caustique, les membranes subérifiées se transforment partiellement en masses cristallines qui sont indubitablement des savons (réaction de von Höhnel). De plus, ces mêmes membranes fixent les colorants des graisses : la chlorophylle, le Soudan III, la teinture d'orcanatte, le bleu d'indophénol, etc...

Cutine. — La cutine est plus mal connue encore que la subérine, de laquelle elle se rapproche, d'ailleurs, à certains égards. Comme la subérine, la cutine résiste aux acides chromique et sulfurique ; comme elle, elle est colorée par les colorants des graisses, tels que le Soudan III et le bleu d'indophénol ; comme elle, elle présenterait la réaction de von Höhnel. Il faudrait se garder, toutefois, d'identifier la cutine à la subérine ; tout ce qui concerne les parois cutinisées est, en effet, entouré encore de la plus grande obscurité ; les membranes considérées comme cutinisées ne réagissent pas toutes de la même manière ; certaines, celles, par exemple, qui entourent les grains de pollen, ne présentent pas la réaction de von Höhnel. De nouvelles recherches pourront, seules, résoudre toutes ces incertitudes.

Amyloïdes et hémicelluloses. — On groupe, sous l'un ou l'autre de ces noms, un très grand nombre de substances, répandues dans tout le Règne végétal, et sans doute très différentes les unes des autres. Il semble que toutes soient des holosides relativement peu condensés. Ce sont des substances plus ou moins facilement solubles dans l'eau chaude, neutre ou acidulée. De plus, les amyloïdes et beaucoup d'hémicelluloses sont colorées immédiatement, en bleu, en acajou, en rouge, suivant les cas, par les réactifs iodés (eau iodée ou solutions iodo-iodurées).

Ces substances diffèrent entre elles par les produits auxquels donne naissance leur dégradation hydrolytique. Certaines paraissent être, comme les celluloses ou l'amidon, des glucosanes exclusifs : elles ne délivrent, à l'hydrolyse, que des molécules de glucose ; telle sont la *lichénine* (non colorable par l'iode) et l'*isolichénine* (colorable en bleu pâle par l'iode) des Lichens. D'autres délivrent exclusivement du mannose (*mannanes*), du galactose (*galactanes*), à la fois du mannose et du galactose (*manno-galactanes*), du galactose et de l'arabinose (*galacto-arabanes*), etc... Un exemple de ces dernières est l'amyloïde des graines et des embryons de *Tropœolum majus*, *Pœonia officinalis* et *Impatiens Balsamina*, étudié par Winterstein, puis Heinricher ; ce corps, formé en très grande partie d'une galacto-arabane soluble dans l'eau bouillante, est précipité de ses solutions, par l'acool, sous forme d'une gelée incolore ; les solutions iodo-iodurées lui confèrent une coloration bleue.

Matières minérales. — Les matières minérales qui participent à la constitution des parois sont la *silice* et le *carbonate de calcium*, plus rarement l'*oxalate de calcium*. On met ces sels en évidence par divers procédés, dont les meilleurs consistent à *incinérer* les tissus, ou des coupes de tissus collées sur lame (*microincinération*), soit dans un four électrique, soit au moyen d'agents oxydants très énergiques (action successive de l'acide sulfurique

concentré et de l'acide chromique). Le squelette minéral qui subsiste après ces opérations est traité par l'acide chlohydrique : celui-ci dissout le carbonate de calcium (existant primitivement ou provenant de la transformation, sous l'influence de la combustion, d'oxalate de calcium existant primitivement) et respecte la silice. Le squelette minéral microscopique obtenu par microincinération de coupes minces est appelé *spodogramme* ; l'étude de ses caractères peut présenter un grand intérêt (cf. p. 376).

Autres corps. — Si les constituants accessoires que l'on vient de signaler sont les plus importants, tant par leur large répartition dans le Règne végétal, que par leur abondance dans les parois à la constitution desquelles ils participent, ils ne sont pas les seuls possibles. Les parois squelettiques contiennent, en effet, dans certains cas, à titre de constituants accessoires, des corps très divers qu'il importe de signaler, en ajoutant que leur inventaire complet paraît loin d'être fait.

Les parois squelettiques contiennent, dans d'assez nombreux Végétaux, des *résines* ou des *huiles essentielles* ; dans de nombreux cas aussi, elles contiennent des *tanoïdes*, et notamment ces tanoïdes colorés en rouge ou en brun que l'on nomme *phlobaphènes* (cf. p. 591) ; des *pigments*, de nature différente et encore mal connue, peuvent également être déposés dans les parois, notamment chez les Champignons. Enfin, il faut citer, parmi les constituants possibles des parois, les matières noires désignées par Dafert et Miklauz sous le nom de *phytomélanes* ; ces substances sont encore mal connues malgré les études que leur ont consacré ces deux auteurs et aussi Hanausek, Tschirch, Molisch, etc... ; il semble qu'il s'agisse de matières très riches en carbone ; les phytomélanes sont caractéristiques des téguments des graines de Composées (Hanausek en a constaté dans 98 genres de cette famille), et peut-être l'ébène (bois de *Diospyros Ebenus*) doit-il sa teinte noire à des substances analogues (Molisch).

DIVERS TYPES DE PAROIS SQUELETTIQUES (CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DES PAROIS).

Les membranes sont très différemment conformées, *chez les Végétaux verts*, d'une part, *chez les Champignons*, d'autre part ; on les étudiera successivement dans l'un, puis dans l'autre de ces groupes. Enfin, on envisagera certains *caractères* morphologiques *très généraux des parois*, ainsi que la *croissance* de celles-ci.

LES PAROIS CHEZ LES VÉGÉTAUX VERTS

Les caractères généraux des parois des plantes vertes : Algues, Ptéridophytes et Phanérogames, sont relativement bien connus. On envisagera d'abord les *états primitifs* des parois chez ces Végétaux ; puis on décrira les *états secondaires* qu'offrent les parois chez les Végétaux supérieurs.

Les états primitifs des parois

On peut en distinguer deux types principaux : d'abord le type des *parois celluloso-pectiques*, si répandues chez les Végétaux verts ; ensuite les

types très spéciaux que réalisent les parois de certaines Algues, des Diatomées et des Hétérocontées, d'une part, de certaines Siphonales d'autre part.

Parois celluloso-pectiques.

Chez la plupart des Végétaux vers, les parois sont essentiellement formées, comme l'ont montré les travaux classiques de MANGIN, par *l'association de cellulose et de composés pectiques*. Ce fait général est un peu différemment exprimé, dans la nature, suivant qu'il s'agit de *cellules de type banal*, ou de *cellules de mucilages*.

Les parois des cellules de type banal. — La cellulose est ici localisée dans la partie de la membrane qui se trouve en contact avec le protoplasma (partie interne) ; elle forme à ce niveau une couche d'épaisseur variable. Quand cette couche n'est pas trop mince, il est manifeste qu'elle est constituée d'un plus ou moins grand nombre de lamelles superposées ; celles-ci peuvent être détachées par clivage et se présentent, en coupe transversale, comme constituant une succession de zones alternativement claires et sombres. Cette couche cellulosique, regardée au microscope polarisant, entre nicols croisés, présente, en coupe optique, quatre arcs ou secteurs lumineux alternant avec des secteurs obscurs (phénomène de la « croix noire »). Ce fait indique un état cristallin qui a récemment fait l'objet de très nombreuses recherches, au moyen de la lumière polarisée et surtout à l'aide des rayons X (FREY, 1925-26; HERZOG et JANCKE, 1928 ; SPONSLER, 1930 ; PRESTON, 1931 ; ASTBURY, MARWICK et BERNAL, 1932; etc...). De toutes ces études, il résulte que la cellulose est, dans les parois, à l'état de minuscules cristaux (cristallites) pouvant être très diversement disposés suivant les types cellulaires. Dans les fibres de Ramie, par exemple, cellules extrêmement allongées (Cf. p. 998), les cristaux sont disposés en séries linéaires parallèles entre elles et parallèles au grand axe cellulaire. Le diagramme (roetgenogramme) des parois des poils textiles du Coton est le même que celui d'une poudre cristalline : il indique que les cristallites de cellulose sont ici disposés au hasard. Dans d'autres cas encore, par exemple dans la paroi de *Valonia macrophysa* (Siphonocladale), les cristaux forment deux groupes de séries parallèles : celles de l'un des groupes s'entrecroisent avec celles de l'autre suivant un angle de 80° environ ; or cette disposition cristalline coïncide avec la présence, à la surface de la paroi, d'un double système de très fines stries, entrecroisées suivant le même angle et précisément parallèles aux séries cristallines (ASTBURY, MARWICK et BERNAL). Ces observations paraissent importantes, car l'existence, à la surface des parois cellulosiques, d'un double système de stries entrecroisées est très générale ; VON MOHL avait, dès 1836, signalé cette particularité, dont mention est faite dans tous les livres classiques. Enfin, il semble que cette cellulose cristallisée soit en mélange intime avec un composé pectique extrêmement instable, transformé, sous les moindres influences, en pectine ou en acide pectique, la pectose.

La constitution des parties externes de la paroi a été discutée ; dès

1875, Boehm admettait que la chaux forme le squelette des parois cellulaires et y joue un rôle aussi indispensable que lors de la métamorphose du cartilage en os ; puis Mangin affirmait (1892) la présence de calcium, à l'état de pectate de calcium, dans les parties superficielles des parois, en d'autres termes dans les parties mitoyennes entre cellules contiguës. Mais Devaux infirmait bientôt (1903) cette conclusion en soutenant, à la suite d'une étude très précise, que la pectose est le seul constituant pectique des parois ; imprégnée de cellulose dans les couches pariétales internes, au contact du protoplasma, cette pectose existe à l'état pur dans les couches externes. Cette interprétation, qu'O. Richter a, d'ailleurs, confirmée par la suite (1905) doit être, actuellement, tenue pour exacte. La présence de calcium dans la lamelle moyenne des cellules est, cependant, incontestable ; une expérience de Molisch la met en évidence d'une manière particulièrement élégante (fig. 191) ; mais elle paraît être due au pouvoir absorbant, bien mis en lumière par Devaux (1905, 1916), de la pectose, matière colloïdale, pour le calcium toujours présent dans le milieu extérieur.

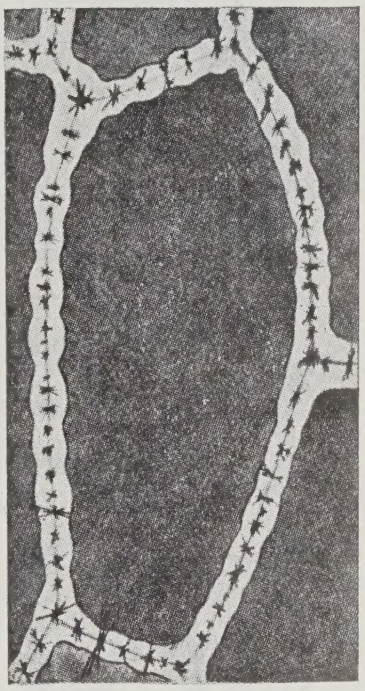


Fig. 191. — Cellules épidermiques d'une écaille du bulbe d'Oignon, après traitement par SO^2H^4 : les cristaux de gypse sont localisés dans la lamelle moyenne des cellules (d'après Molisch, 1921).

Ce revêtement extérieur de pectose constitue un ciment grâce auquel sont soudées les unes aux autres, dans toutes les parties molles des organes, les enveloppes cellulosiques de chaque cellule ou article : si, pour une cause quelconque, cet enduit pectosique est gélifié, puis dissous, les cellules, désormais sans lien mutuel, se disperseront au moindre contact. Ces faits sont illustrés, d'une manière très nette, par l'expérience suivante, due à Mangin : une coupe de parenchyme est déposée dans du liquide de Schweizer ; la cellulose est dissoute, mais l'élément pectique subsiste sous forme d'une éponge mucilagineuse ; une coupe du même parenchyme est déposée dans une solution d'oxalate d'ammoniaque : la trame pectique est dissoute et les coques cellulosiques, restées intactes, sont dissociées à l'état de poussière.

Les coques cellulosiques des cellules très jeunes (méristèmes) sont polyédriques et unies sur toutes leurs faces par la lamelle moyenne pectosique. Cet état persiste dans certaines parties d'organes complètement développés (fig. 192, I) ; mais, le plus souvent, à mesure que les cellules évoluent pour devenir adultes, la couche pectosique se gélifie au niveau de leurs arêtes et de leurs sommets ; tandis que ceux-ci et ceux-là s'arrondissent, les cellules, très turgescentes, deviennent peu à peu, sous la double influence de leur pression interne et de la fluidification partielle de la lamelle moyenne, plus ou moins régulièrement globuleuses ; elles restent soudées par ce qui était la partie centrale de leurs faces planes, mais sont, partout ailleurs, désormais séparées

par des cavités appelées méats. La paroi de ces méats est donc recouverte d'un enduit pectique ; celui-ci se concrète alors, soit à l'état d'une mince couche mucilagineuse, soit sous forme de boutons ou de bâtonnets gommeux hérissant la surface des cellules (fig. 192, II). Dans la plupart des cellules qui ne seront pas spécialisées, par des modifications ultérieures, pour jouer un rôle de soutien, la paroi garde indéfiniment cette constitution.

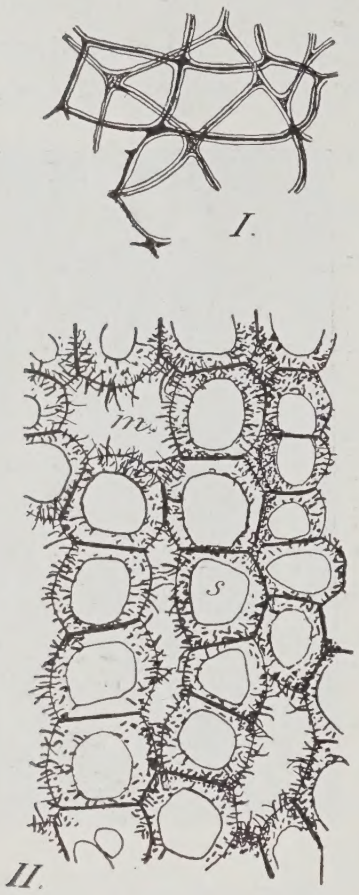


Fig. 192. — I. Parois des cellules d'un tubercule de Pomme de terre, appartenant à deux assises superposées: la lamelle moyenne pectique est figurée en noir. — II. Fragment de l'écorce d'une Prêle (*Equisetum arvense*), comprenant une seule assise de cellules. *m* : méats ; *s* : surfaces par lesquelles les cellules de l'assise figurée adhéraient aux cellules de l'assise supérieure (d'après Mangin, 1892).

L'exactitude de cette description, basée sur les travaux de Mangin et de Devaux, ne saurait être mise en doute. Il est possible, toutefois, qu'elle ne donne pas une idée suffisamment complète de la constitution des parois cellulaires. D'après certains travaux récents, en effet, dus à Tupper-Carey et Priestley (1923), la paroi cellulosopectique contiendrait, en plus des composés déjà cités, des matières protéiques et celles-ci seraient même parfois en assez grande quantité pour masquer certaines réactions de la cellulose.

Les parois des cellules des mucilages. — Il arrive, dans certains cas, que la sécrétion, par le cytoplasma, soit des composés pectiques, soit à la fois des composés pectiques et de la cellulose, s'exagère : ces matières, recouvrant d'une couche épaisse la surface des cellules ou comblant, et même dilatant, par leur accumulation, les méats, constituent un *mucilage*. Dans quelques plantes, la sécrétion de mucilage, au moins pendant certaines phases de la vie, devient un phénomène continu ; parfois, cette sécrétion est l'apanage de quelques cellules bordant des cavités de forme plus ou moins définie dans lesquelles s'accumulent les matières mucilagineuses (canaux mucifères, poches gommifères) ; plus souvent, la production de ces matières résulte de transformations extrêmement complexes et survenant pour des causes encore mal connues, transformations qui affectent des groupes importants de cellules ; celles-ci dégénèrent et disparaissent, après que leurs membranes se sont chargées d'énormes quantités de mucilage ; la gelée résultant de cette transformation massive reste enfermée dans la plante ou, plus souvent, trouve une issue à l'extérieur ; elle se concrète alors à la surface de l'organe sous forme d'une masse amorphe à laquelle on donne le nom de *gomme*. Mucilages et gommes comprennent deux familles principales : d'une part, les *mucilages pectiques*, presque entièrement solubles dans l'eau et pouvant être colorés par le rouge

de ruthénium ; ils donnent, après hydrolyse, un mélange de galactose et d'arabinose ; ces mucilages ne comportant que des matières pectiques sont extrêmement répandus ; le mucilage des *Fucus* et sans doute de bien d'autres Algues, la gomme arabique, exsudat formé par de nombreux *Acacia*, en sont des exemples. D'autre part, les *mucilages celluloso-pectiques*, présentant à la fois les réactions des matières pectiques et de la cellulose ; ils sont en partie insolubles dans l'eau ; la gomme adragante des Astragales en est l'exemple le plus connu.

Parois des Diatomées, des Hétérocontées et des Siphonales.

Chez les Diatomées, les substances pectiques sont les seuls matériaux organiques de la membrane ; elles y sont associées à de la silice ; c'est ce complexe silico-pectique qui constitue la membrane, dure et si finement sculptée, de ces Algues brunes unicellulaires. Ici encore, les composés pectiques, sécrétés en excès, constituent, à la surface des cellules, des mucilages plus ou moins abondants ; certaines Diatomées vivant suspendues en pleine mer, au voisinage de la surface (Diatomées du plankton), en sécrètent d'énormes quantités. Ces mucilages sont parfois assez consistants et maintiennent à faible distance les unes des autres les cellules d'une même espèce ; celle-ci existe alors à l'état de colonies mucilagineuses affectant des formes plus ou moins définies et caractéristiques.

La membrane des Diatomées

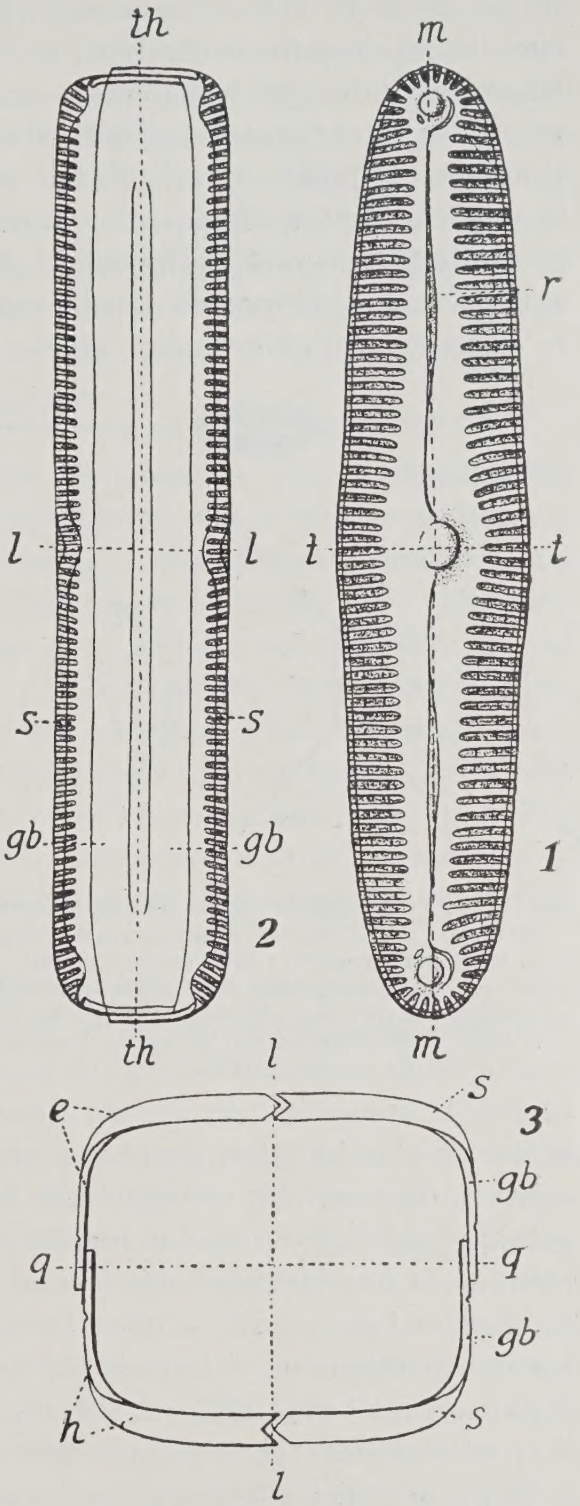


FIG. 193. — Carapace d'une Diatomée, *Pinnularia viridis*. — 1, vue de face. — 2, vue de profil. — 3, coupe transversale. — *m*, *m*, axe longitudinal ; *t*, *t* (fig. 1) ou *q*, *q* (fig. 3) : axe transversal ; *l*, *l*, axe sagittal ; *th*, *th*, plan de clivage des cellules lors de la division ; *gb*, zone de recouvrement des valves ; *e*, valve supérieure ; *h*, valve inférieure ; *r*, raphé (dans la fig. 1, le raphé est vu de face, dans toute sa longueur, sur la ligne médiane d'une valve ; dans la fig. 3, les deux raphés sont représentés en coupe transversale) ; *s*, sculptures de la carapace (d'après PFITZER, *in* OLTMANNS, 1904).

présente une disposition très spéciale. Elle affecte, pour chaque cellule, la forme de deux valves emboîtées (fig. 193). Dans les cas les plus simples, chez les Diatomées centriques, ces valves ne comportent aucune fissure. Chez les Diatomées benthiques, au contraire, elles sont, l'une et l'autre, marquées d'une fente longitudinale, le *raphé*, établissant une communication entre le milieu extérieur et la cavité de la cellule (fig. 193, *1*, *r* et *3*). Ces valves sont sculptées d'ornements, parfois extraordinairement petits et rapprochés, caractéristiques des genres, ou même des espèces. Elles sont exclusivement composées de silice et sont rigoureusement incombustibles : la calcination n'altère même en rien les sculptures dont elles sont ornées.

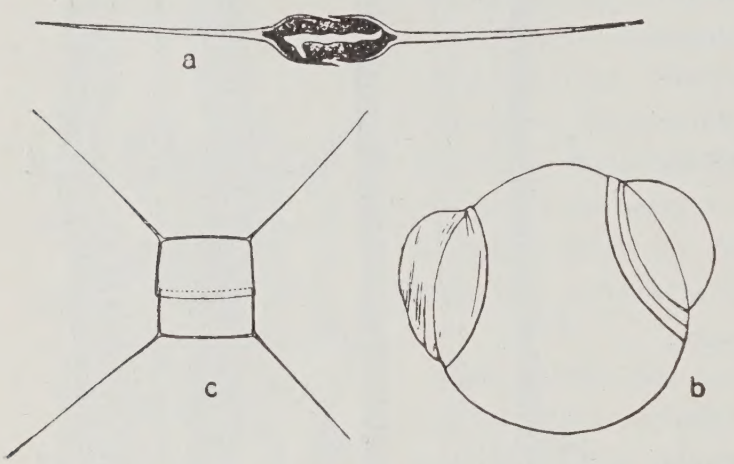


FIG. 194. — Parois bivalves des Hétérocontées. — *a*, chez *Centritractus* (d'après LEMMERMANN). — *b*, chez *Halosphœra* ; les valves coiffent, sous forme de deux calottes, le corps protoplasmique agrandi et devenu globuleux (d'après GRAN). — *c*, chez *Pseudotetraëdron* (d'après PASCHER) [emprunté à PASCHER, 1925].

Mlle BACHRACH a obtenu (1928, 1929), avec la collaboration de R. LEFÈVRE, des lignées de Diatomées dépourvues de carapace siliceuse. Le protoplasma n'était enveloppé que de la partie pectique de la membrane qui formait, autour de chaque cellule, une gaîne irrégulière.

De la membrane des Diatomées, il faut rapprocher celle des *Hétérocontées*. Chimiquement, la membrane des Hétérocontées, comme celle des Diatomées, est dépourvue de cellulose et présente les réactions des composés pectiques ; et, chez beaucoup d'Hétérocontées, on constate, analogie plus frappante encore, que cette membrane pectique est plus ou moins incrustée de silice. — Morphologiquement, la membrane des Hétérocontées, comme celle des Diatomées, est constituée de deux valves réunies comme les deux parties d'une boîte (fig. 194). La matière pectique ou silicopectique qui constitue celles-ci est régulièrement disposée sous forme de couches concentriques qui correspondent à autant de parties élémentaires emboîtées.

Enfin, parmi les Siphonales, chez les Caulerpacées, les Bryopsidacées, les Codiacées, les Derbésiacées et le *Dichotomosiphon*, la paroi serait constituée, d'après les recherches de R. MIRANDE (1913), *par une association de composés pectiques et de callose*, sans cellulose ou avec des traces de cette substance ; — par contre, chez *Vaucheria* et *Phyllosiphon*, la paroi serait celluloso-pectique comme chez la plupart des Végétaux verts.

Les états secondaires des parois chez les Végétaux supérieurs

La division du travail physiologique qui intervient dans l'organisme des Végétaux supérieurs chlorophylliens implique la présence, dans cer-

tains tissus, de parois présentant des qualités particulières, différentes de celles primitivement réalisées par l'association exclusive de cellulose et de composés pectiques. Ces parois spécialisées dérivent des parois primitives : celles-ci se sont transformées, lentement ou rapidement, en même temps qu'apparaissaient, à leur niveau, l'un ou l'autre des produits cités plus haut comme constituants accessoires. On décrira ici cinq types d'états secondaires des parois : les *parois lignifiées*, les *parois subérifiées ou cutinisées*, les *parois callosiques*, les *parois à hémicelluloses ou à amyloïdes*, les *parois minéralisées*, enfin les *parois répondant à d'autres types.*

Parois lignifiées.

Les *modifications chimiques* subies par les parois en voie de lignification sont encore très mal connues. On a longtemps admis que la matière ligneuse imprégnait, « incrustait », les couches cellulosiques primitives. On tend à admettre aujourd'hui que les éléments de la lignine sont chimiquement combinés à la cellulose, formant avec celle-ci un complexe spécial (*ligno-cellulose*). Il est certain que les parois lignifiées ne présentent plus, ni les réactions de la cellulose, ni celles des composés pectiques, mais intensément celles de la lignine. *Morphologiquement*, les parois lignifiées n'offrent pas de caractères bien définis. Elles sont généralement très épaissies ; regardées en coupe transversale, elles se présentent comme constituées de couches concentriques alternativement brillantes et ternes ; l'ensemble est anisotrope.

La matière ligneuse est sécrétée directement à la périphérie du protoplasma, ainsi que l'on peut s'en assurer en étudiant les transformations successives subies par une cellule en voie de lignification. Lors de la formation des anneaux ou spires lignifiés dans les cellules cambiales devenant vaisseaux annelés ou spiralés (cf. p. 1003), on observe, par exemple, les images suivantes : la lignine apparaît directement, *in situ*, sur la membrane cellulosique primitive ; suivant chaque anneau ou spire lignifiés, le protoplasma est déprimé, tandis que, dans chaque intervalle, il reste adhérent à la paroi primitive ; vus de face, les futurs vaisseaux présentent alors, surtout si les ornements lignifiés sont assez serrés, une série de bandes cytoplasmiques séparées par autant de bandes ligneuses ; dans chaque bande cytoplasmique, les chondriosomes sont souvent disposés en file régulière en bordure du ruban ligneux : image qui avait, autrefois, suggéré l'hypothèse d'un rôle spécial joué par les chondriosomes dans l'élaboration de la lignine (Meves) ; rien ne prouve la justesse d'une telle hypothèse et l'on ne peut, au contraire, qu'être frappé par l'absence d'attitudes morphologiques spéciales du cytoplasme, des chondriosomes ou des vacuoles pendant la sécrétion de la lignine. Quand les ornements ligneux sont achevés, le protoplasma disparaît.

Enfin, la lignine peut se présenter sous une toute autre forme : elle apparaît alors comme une substance gommeuse obstruant les vaisseaux ; Molisch considérait cette matière comme une véritable gomme, imprégnée

de vanilline par contact avec les parois vasculaires ; mais Tison a montré que ces obturateurs « gommeux » ne présentent aucune des réactions des gommes et ne se forment pas aux dépens de la lignine déjà déposée dans les parois vasculaires ; cette *lignine gommeuse* exsude non seulement dans les vaisseaux, mais encore dans les tubes criblés ou les méats intercellulaires ; elle apparaît en des points (tissus cicatriciels, cœur du bois) où doit être assurée une obstruction définitive des cavités intra- ou intercellulaires.

Parois subérifiées.

Les *modifications chimiques* subies par les parois en voie de subérification sont aussi très mal connues. D'après les travaux de van Wisselingh (1893), les parois subérifiées ne présenteraient plus les réactions de la cellulose ; mais on ignore si cette substance a disparu ou se trouve masquée par la subérine. D'autre part, d'après les mêmes travaux, les enveloppes subérifiées seraient soudées les unes au autres par une lamelle moyenne lignifiée ; de fait, Kugler a extrait du liège de petites quantités de vanilline et de coniférine.

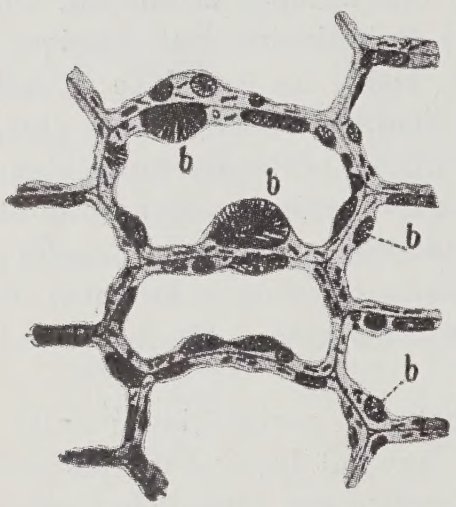


Fig. 195. — Cellules subérifiées de l'écorce de *Pelargonium zonale* traitées, à chaud, par une solution concentrée de potasse (réaction de von Höhnel) : des concrétions de savons (*b*) se sont formées au niveau des parois (d'après Molisch, 1921).

Les membranes subérifiées présentent la réaction de von Höhnel (fig. 195) et les autres réactions de la subérine ; elles sont relativement peu épaissies, ou même ne sont pas épaissies ; par contre, elles sont subérifiées intégralement sur toute leur surface sans que soient réservés des canalicules mettant en communication les cavités des cellules entre elles ou avec l'extérieur. Cette fermeture hermétique — autant que les grossissements actuels des microscopes permettent de l'affirmer — des cellules à parois subérifiées est un fait exceptionnel (cf. p. 382), évidemment en rapport avec l'absence de tout protoplasma à l'intérieur de ces éléments. Enfin, les parois subérifiées sont biréfringentes ; mais cette propriété disparaît complètement par le chauffage à 100°, pour reparaître après refroidissement (1); il semble donc que les parois subérifiées soient constituées d'une manière cristalline, fusible à 100° et devenant alors amorphe ; on conçoit que les substances grasses ou cireuses dont le mélange constituerait la subérine puissent se comporter ainsi.

Il n'est pas certain que la subérine soit totalement élaborée à la périphérie du cytoplasma comme paraît l'être la lignine. Il est possible, en effet, que certains éléments au moins de la subérine soient élaborés au

1. Contrairement à la manière dont se comportent les parois cellulosiques ou lignifiées, dont la biréfringence subsiste à 100°.

sein même du cytoplasma, d'où ils émigrent ensuite sur la paroi. Mlle Py a observé des images très suggestives à cet égard au cours du développement des pollinies de *Vincetoxicum officinale* ; chaque pollinie de cette Asclépiadacée est enveloppée d'une paroi subérifiée ; or, quand celle-ci se forme autour de la pollinie encore jeune, on aperçoit, dans chaque cellule nourricière, un groupe de petites vacuoles disposées contre la paroi limitant la cavité pollinique et contenant une matière colorable en jaune d'or par les réactifs chromiques ; à mesure que cette matière disparaît des vacuoles, l'enveloppe de la pollinie se subérifie et devient, à son tour, colorable en jaune d'or par les fixateurs chromiques.

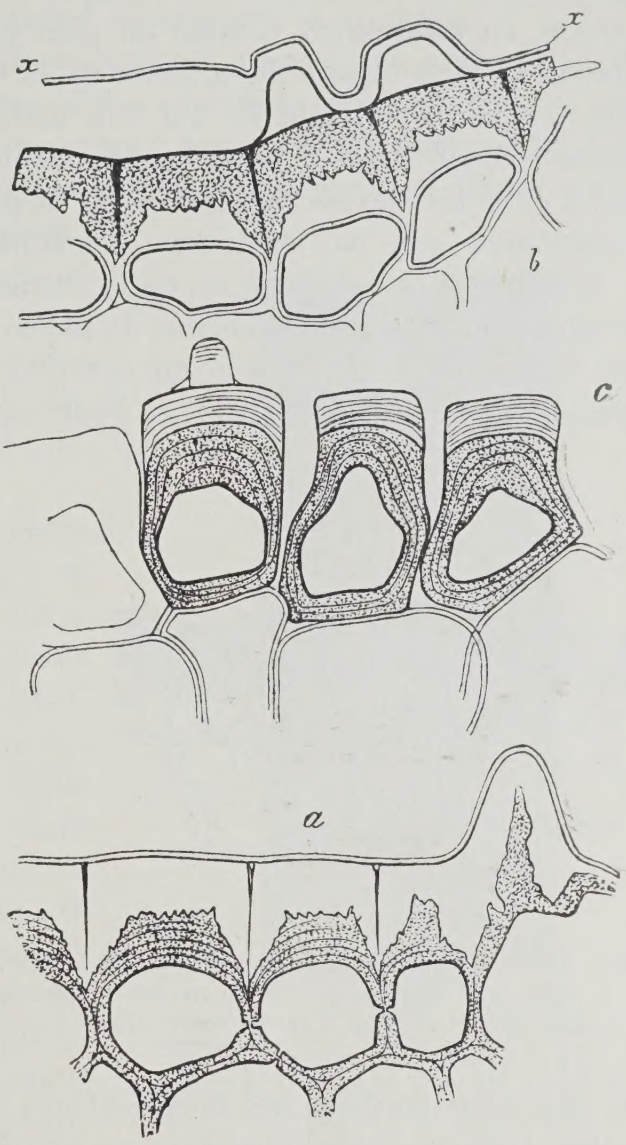


Fig. 196. — Cellules épidermiques de la feuille d'*Aloe verrucosa*. — *a*, épiderme observé dans l'eau, sans intervention de réactifs ; les parties celluloso-pectiques sont figurées en gris ; les *couches cuticulaires*, divisées, par des cloisons perpendiculaires à la surface, en territoires correspondant à chaque cellule épidermique, sont figurées en blanc ; la cuticule forme un revêtement mince et continu à la surface des couches cuticulaires. — *b*, cellules analogues, après action de la potasse, à chaud ; les parties celluloso-pectiques sont figurées en blanc, la région des couches cuticulaires en gris ; la cuticule (*x*-*x*) est en grande partie détachée. — *c*, mêmes cellules après action prolongée de la potasse bouillante ; la cuticule a été entièrement enlevée ; des couches cuticulaires se distinguent, par leur fine striation, des parties celluloso-pectiques sous-jacentes (d'après De Bary, 1884).

Parois cutinisées

Les parois cutinisées, qui ne présentent plus aucune des réactions de la cellulose, sont, sous leur état typique, caractéristiques des cellules épidermiques recouvrant les organes herbacés des Végétaux supérieurs. D'autre part, il semble que la paroi limitant les tétraspores des Végétaux supérieurs puisse être considérée comme cutinisée.

Dans les épidermes, seules sont cutinisées les parois superficielles des cellules. Quand l'épiderme est jeune et comporte des parois encore minces, un enduit de cutine pure, appelé, par Brongniart (1830), *cuticule*, recouvre exclusivement la face superficielle de chaque cellule ; mais, quand l'épiderme, vieilli, possède des parois épaissies, le vernis cutineux

n'est pas aussi strictement localisé : sous la cuticule constituée de cutine pure, la cellulose est infiltrée de cutine ; il semble que cette partie de la paroi soit faite de dépôts cellulosiques et cutineux très minces, se superposant en alternance, comme on peut le reconnaître en dissolvant la cutine dans la potasse bouillante : c'est la région dite des *couches cuticulaires* (fig. 196). La cuticule et, s'il y a lieu, les couches cuticulaires sous-jacentes, constituent, à la surface de l'épiderme, un revêtement s'étendant sur toutes les parties herbacées de la plante, et dont la continuité n'est interrompue que par les orifices des stomates.

Les processus cytologiques de la cutinisation sont mal connus encore ; il semble, toutefois, que la cutine, de même que la subérine, ne soit pas sécrétée sur place, mais au sein du cytoplasme, d'où elle émigre ensuite à la périphérie de la cellule ; Lee et Priestley admettent que la cutinisation

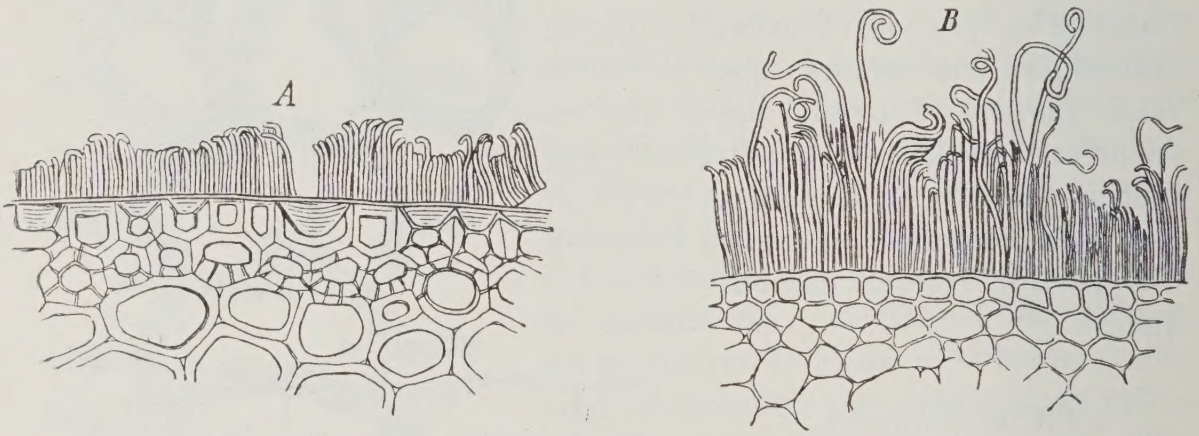


Fig. 197. — Coupes transversales dans la partie superficielle de l'écorce de *Saccharum officinarum*. — A, au niveau d'un jeune entre-nœud. — B, dans la même région, au niveau d'un nœud (d'après De Bary, 1884).

est précédée par certaines modifications des matières grasses de la cellule ; celles-ci vont ensuite imprégner les parois superficielles.

On observe fréquemment que les cuticules sont recouvertes, au niveau de certains organes, feuilles, tiges ou fruits, de produits cireux. Ceux-ci constituent la pruine si fragile qui confère aux organes ainsi revêtus un aspect bleuté caractéristique. Au moyen du microscope, on peut constater, comme l'a montré de Bary, que les enduits cireux se présentent, suivant les espèces, sous trois formes différentes : tantôt, il s'agit d'un revêtement formé de *grains* minuscules, soit régulièrement disposés (feuilles de Tulipe, de Chou), soit formant des amas irréguliers (tiges et feuilles de Ricin) ; tantôt (fig. 197), il s'agit d'un revêtement de *bâtonnets* de longueurs inégales, disposés côte à côte, perpendiculairement à la surface de l'organe (tiges de Canne à sucre, de *Phragmites communis*) ; tantôt, enfin, il s'agit d'une *croûte* continue, mince le plus souvent (de l'ordre de 1 à 20 μ d'épaisseur), très épaisse (fig. 198) dans certains cas spéciaux : elle atteint, par exemple, 79 μ d'épaisseur chez *Euphorbia canariensis* et jusqu'à 5 millimètres sur la tige des « arbres à cire » (*Ceroxylon*, *Klopstockia*). Ces efflorescences cireuses sont biréfringentes

(Wiesner) ; elles sont formées essentiellement de glycérides, d'acides gras libres et d'autres lipides complexes et ont donc une parenté chimique évidente avec les mélanges constituant la subérine et la cutine.

Les parois des tétraspores des Phanérogames (grains de pollen) et des Ptéridophytes sont en partie faites d'une matière imperméable et très résistante que l'on a rapportée à la cutine ; assertion dépourvue de base solide, car les enveloppes résistantes des tétraspores, sans doute assez diversement constituées chimiquement, ne présentent pas toujours les réactions caractéristiques des cuticules.

Du point de vue morphologique, les parois des tétraspores sont toujours complexes et formées de plusieurs couches superposées.

Dans la plupart des cas, *la paroi toute entière est élaborée par l'activité de la cellule enveloppée.* On observe alors que la cellule sécrète d'abord, autour d'elle, une première couche pariétale, d'aspect mucilagineux : c'est l'*exine*, ainsi appelée parce qu'elle est destinée à former l'enveloppe extérieure de la spore ; l'exine ne tarde pas à se modifier profondément ; elle se « cutinise », en même temps qu'apparaissent à sa surface des plis, souvent anastomosés en réseau, ou des épines, ou des sillons, ornements caractéristiques des genres ou même des espèces. Sous l'exine, le cytoplasme de la spore sécrète une nouvelle couche, l'*intine* ; celle-ci ne se cutinisera jamais ; elle serait formée par des composés pectiques. Krjatchenko a soutenu récemment que les chondriosomes joueraient un rôle considérable dans la formation de ces membranes chez *Lilium croceum* (grains de pollen) ; dans chaque sporocyte, les chondriosomes deviendraient, pendant la période méiotique, plus volumineux et élaboreraient alors des matériaux lipidiques dont on pourrait suivre ensuite la migration vers la surface des tétraspores, où ils se grouperaient pour constituer l'exine ; de telles assertions, jamais encore confirmées, ne paraissent pas correspondre à la réalité.

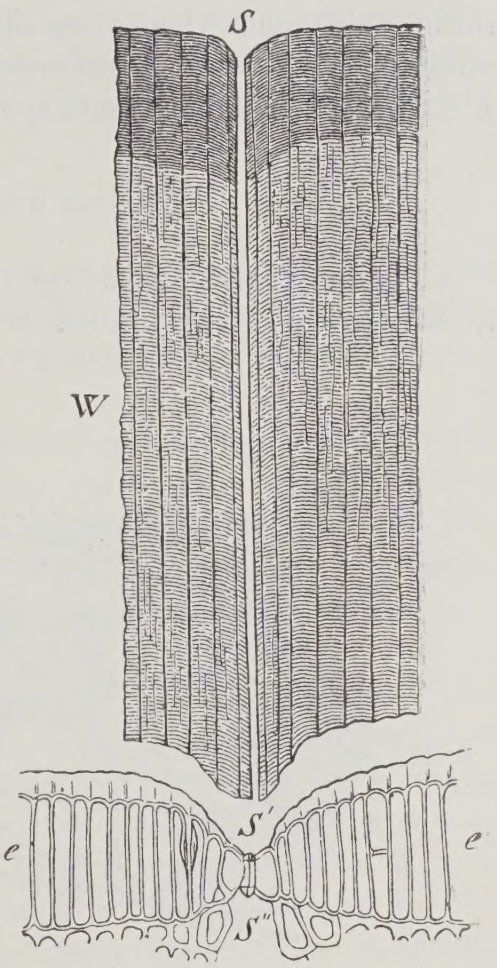


Fig. 198. — Coupe transversale dans l'épiderme d'une tige de *Klopstockia cerifera* (entre-nœud). — *e*, *e* : épiderme avec stomate ; W, épais revêtement cireux, traversé par un puits étroit, *S S'*, prolongeant l'ostiole du stomate (d'après De Bary, 1884).

Chez quelques plantes, seules les parties profondes de la paroi des spores sont élaborées par l'activité de la cellule enveloppée ; *les parties superficielles sont sécrétées par l'activité des cellules nourricières.* C'est le cas chez

les Végétaux dont les cellules nourricières constituent, non pas une assise régulièrement disposée à la périphérie du sac sporifère, mais une masse indivise, *plasmodiale*, au milieu de laquelle sont suspendues les tétrades de spores : chez *Equisetum*, *Botrychium*, *Marsilia* et d'autres Ptéridophytes, de même que chez les Commélinacées et d'autres Phanérogames. Aux deux enveloppes normales, qui portent ici les noms d'*exospore* et d'*endospore* et ne sont pas cutinisées, se superpose une troisième enveloppe, la *périspore* ; celle-ci est déposée, à la surface de chaque tétraspore, sous forme de couches visqueuses successives, sécrétées par le protoplasma plasmodial ; c'est la plus superficielle de ces couches qui forme les ornements caractéristiques de la spore, puis se cutinise (1).

Parois callosiques

La callose existe, chez les Végétaux supérieurs, à titre de constituant accessoire de la membrane. Il s'agit exclusivement alors de la callose

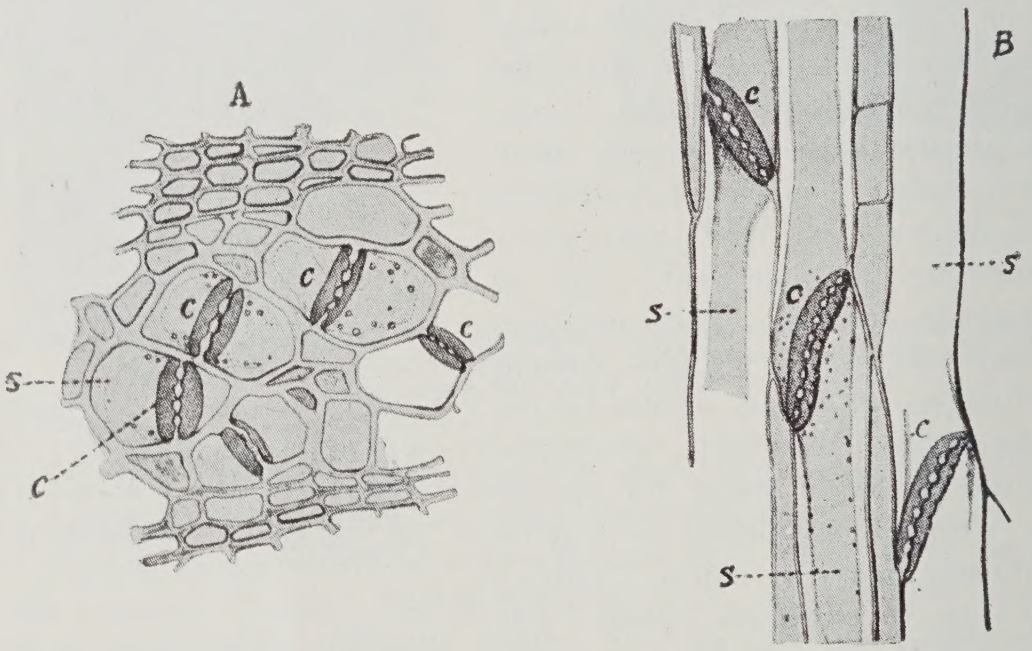


Fig. 199. — Cellules criblées de *Vitis vinifera*, (A, coupe transversale ; B, coupe longitudinale, à travers le liber) ; *s*, protoplasma ; *c*, *c*, cribles recouverts de callose colorable par le bleu Coton (d'après Molisch, 1921).

sous sa forme immédiatement colorable par le bleu coton. Abstraction faite de quelques cas particuliers, l'apparition de callose dans les parois des Végétaux supérieurs n'a lieu que dans des conditions physiologiques bien déterminées : lorsqu'il s'agit de constituer une paroi temporaire, pouvant

1. D'après Tiffany et d'après Wurdack, les parois des zygospores des Zygnémacées comprendraient des couches chitineuses. On pourrait penser que la présence de chitine autour de spores de Végétaux verts, si elle était confirmée, ne serait pas limitée à la famille des Zygnémacées : l'étude plus approfondie des parois sporiques des Végétaux supérieurs permettrait, peut-être, de déceler de la chitine là où on ne voyait jusqu'alors que de la cutine.

être facilement résorbée. Il semble, en effet, que la variété de callose directement colorable soit à un degré peu élevé de polymérisation, voisin de celui correspondant à sa liquéfaction ; le protoplasma transforme facilement, en effet, les parois callosiques en produits fluides. D'où la présence de cette variété de callose dans les parois séparant les quatre grains de pollen formés à partir d'une cellule-mère, et aussi en hiver, sur les perforations par lesquelles communiquent, à travers leur enveloppe celluloso-pectique, les cellules criblées, éléments conducteurs de la sève élaborée (fig. 199) ; la liquéfaction de la callose permet, dans le premier cas, la séparation des quatre grains de pollen, et, dans le second cas, le rétablissement, dès le printemps venu, des communications entre les cellules conductrices.

Parois à hémicelluloses et à amyloïdes.

L'existence d'hémicelluloses ou d'amyloïdes dans les parois est le plus souvent décelée par la coloration, bleue, violette ou brune, que prennent *immédiatement* celles-ci sous l'action de l'eau iodée ou des liquides iodo-iodurés.

Chez les Végétaux supérieurs chlorophylliens, des parois ainsi colorables par l'iode existent, d'une manière indubitable, dans de nombreuses graines (albumen et embryon) ; l'hémicellulose, ou l'amyloïde, qui joue ici le rôle d'une matière de réserve facilement mobilisable, détermine un épaississement plus ou moins considérable des parois, épaississement souvent marqué au niveau des angles de la cellule.

Mais il est possible que l'existence, dans les parois, de corps directement bleuis par l'iode présente une plus grande généralité encore chez les Végétaux supérieurs. D'après Ziegenspeck, en effet, les parois des tubes criblés seraient directement colorables en bleu par les solutions iodurées d'iode, soit sur toute leur étendue, lorsqu'ils sont à l'état jeune (*Psilotum* et *Selaginella*, Equisétales, Polypodiacées, Osmundacées, Ophioglossinées et Hydroptéridinées), soit au niveau des cribles (*Lypocodium*) ; et des colorations analogues seraient réalisables au niveau du liber de certaines Phanérogames (*Ampelopsis*, *Tilia*, *Corylus*, *Quercus*, *Aristolochia*). D'autre part, Buscalioni a signalé la présence de grains colorables en bleu par l'iode dans l'épaisseur des parois cellulosiques épaissies de certains collenchymes (cf. p. 998) ; ces grains, que Buscalioni considérait comme amylacés, sont, en réalité, formés d'un amyloïde. Ziegenspeck pense que, dans tous ces cas, les corps bleuissables par l'iode constitueraient des produits intermédiaires entre les oses et les osides complexes des parois cellulosopectiques définitives.

Chez les Algues, la présence d'hémicelluloses dans les parois n'est pas exceptionnelle ; chez les Rhodophycées des genres *Gelidium* et *Gracilaria*, par exemple, les enveloppes des cellules et l'abondant mucilage qui sépare ces dernières, sont colorables en violet ou en rouge par l'iode (Sauvageau, 1921) ; chez *Gracilaria confervoides*, on peut même observer, dans certaines cellules, des concrétions à structure rayonnée, attachées en divers points

de la paroi et, comme elle, colorables directement en rouge par les réactifs iodo-iodurés (MANGENOT).

Parois minéralisées.

Elles sont minéralisées par de la *silice*, du *carbonate* ou de l'*oxalate de calcium*.

Parois silicifiées. — On observe des parois celluloso-pectiques silicifiées chez de très nombreux Végétaux supérieurs : tous les *Equisetum*, presque toutes les Cypéracées, de très nombreuses Graminées, des Urticacées, des Moracées, des Campanulacées, des Magnoliacées, etc...

On sait (cf. p. 362) que la silicification des parois peut être étudiée d'une

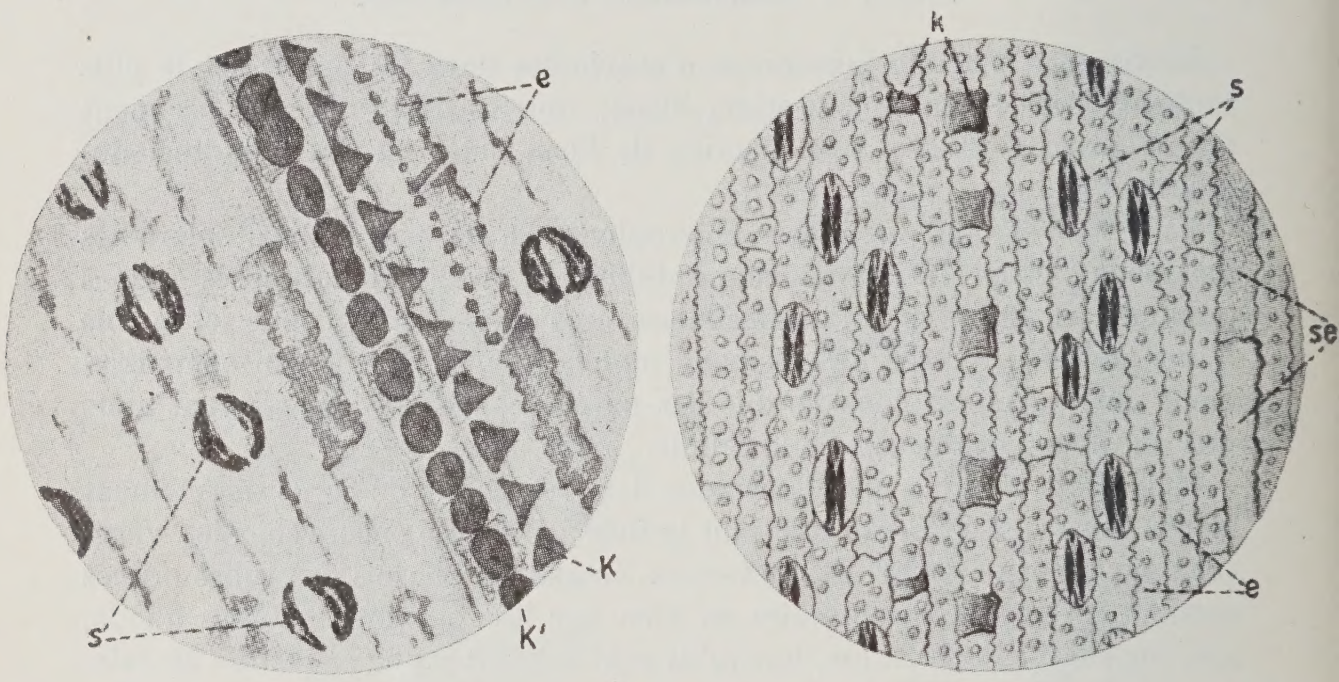


FIG. 200. — Spodogrammes d'épidermes silicifiés. — A, spodogramme de l'épiderme de *Carex silvatica* ; *e*, *e*, squelette siliceux de cellules épidermiques ; *s*, squelettes siliceux de cellules stomatiques ; *k*, file de cellules à cône silicifié (vues de profil) ; K', une pile analogue, vue de face. — B, spodogramme de l'épiderme de *Bambusa* sp. ; *e*, squelette siliceux des parois de cellules épidermiques banales ; *se*, squelette siliceux de cellules épidermiques entièrement silicifiées ; *k*, squelette siliceux de cellules épidermiques « courtes » entièrement silicifiées ; *s*, squelette siliceux de cellules stomatiques (d'après MOLISCH, 1921).

manière particulièrement intéressante sur les résidus de l'incinération de coupes minces. On reconnaît ainsi que la silicification est, *en général*, limitée à l'épiderme et à ses dépendances (poils) ; elle est surtout intense au niveau de la cuticule, mais s'étend plus ou moins jusqu'aux parois radiales. Parfois, les poils seuls sont silicifiés, complètement (*Campanula Cervicaria*, p. ex.) ou partiellement (*Urtica dioica* et *U. urens*, p. ex. dont l'extrémité des poils, seule, est silicifiée). Mais, dans le cadre de ces règles générales, de très nombreuses *modalités spéciales*, caractéristiques des familles, des genres ou même des espèces, sont réalisées, modalités que permet de recon-

naître l'étude des spodogrammes : ainsi, la famille des Cypéracées est caractérisée par un épiderme plus ou moins régulièrement silicifié, mais comportant toujours des files de cellules dont la paroi périphérique offre la forme d'un cône intensément minéralisé ; dans la famille des Graminées, on n'observe jamais de telles cellules ; mais toutes les cellules épidermiques présentent des parois silicifiées, et certaines d'entre elles sont transformées en un bloc compact de silice (fig. 200).

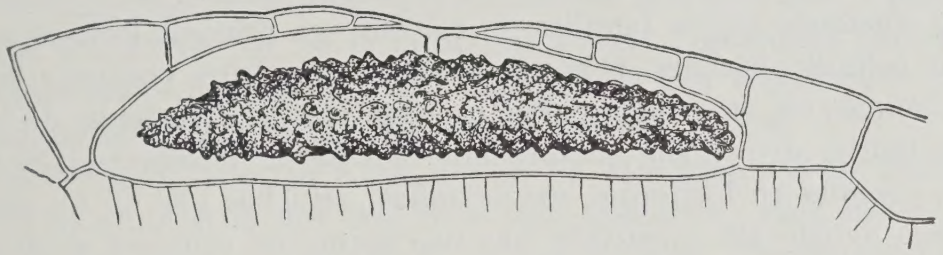


FIG. 201. — Cystolithe d'*Urtica macrophylla* (d'après DE BARY, 1884).

Parois calcifiées. — Le carbonate de calcium incruste normalement les parois de certaines cellules de nombreux Végétaux. Cette surchage calcaire est particulièrement abondante dans les membranes de quelques Algues marines : chez des Siphonocladales, telles qu'*Acetabularia*, le carbonate de chaux recouvre d'une couche mince et blanche le long article tubuleux qui constitue à lui seul presque toute la partie végétative de la plante. Chez les Rhodophycées dites « calcaires » (*Corallina*, *Amphiroa*, *Lithophyllum*, *Lithothamnion*, etc...), le carbonate de calcium est déposé en couche si épaisse à la surface des cellules que ces plantes paraissent être pétrifiées ; leur thalle est dur et cassant et certaines d'entre elles (*Lithothamnion* du « Maërl ») offrent l'aspect de petites pierres ou de fragments de coraux. Chez les *Liagora*, Rhodophycées de mers chaudes, le carbonate de chaux est déposé dans l'abondant mucilage sécrété par la plante.

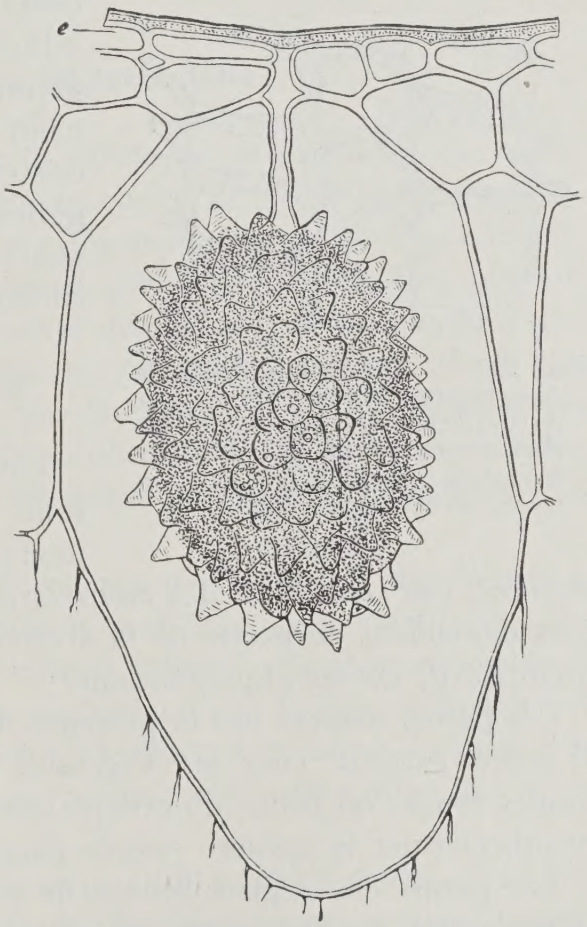


FIG. 202. — Cystolithe de *Ficus elastica* (d'après DE BARY, 1884).

Chez les Végétaux verts supérieurs, le carbonate de calcium imprègne les parois des cellules épidermiques des fruits de *Lithospermum* et donne à ceux-ci leur dureté et leur aspect pierreux ; il imprègne aussi les poils de

nombreuses Borraginacées, Cucurbitacées, Crucifères, poils qui doivent à cette incrustation calcaire leur rudesse caractéristique. La paroi des poils urticants des Orties, silicifiée dans sa partie terminale, est calcifiée dans sa partie moyenne et basale ; ces enveloppes, ainsi minéralisées, ont souvent été comparées à de minuscules pipettes closes et cassantes ; le moindre heurt les brise, avec mise en liberté du suc urticant qu'elles contiennent.

Chez les Moracées, les Cannabinées, les Combrétacées, les Cucurbitacées, et dans quelques autres familles, le calcaire est souvent localisé à l'intérieur de cellules spéciales, plus volumineuses que leurs voisines ; la cavité de ces cellules est en grande partie occupée par un diverticule de la paroi qui les limite, diverticule comprenant une partie terminale très renflée, ovoïde, conique ou fusiforme, mamelonnée, attachée par un fin pédicelle. La masse ovoïde est constituée par une trame de cellulose et de callose associées (Mangin), entièrement imprégnée de carbonate de calcium cristallisé ; le pédicelle est fait de cellulose souvent incrustée de silice. Ces curieuses productions sont appelées *cystolithes* (fig. 201 et 202).

Parois à oxalate. — L'oxalate de calcium existe parfois, sous forme de cristaux, à la surface extérieure des parois celluloso-pectiques ou lignifiées. Dans le premier cas, il est enrobé dans le revêtement de pectate ; dans le second cas, les cristaux sont enchâssés dans la masse lignifiée. Jamais il ne s'agit d'une imprégnation massive comme dans les cas de silicification ou de calcification.

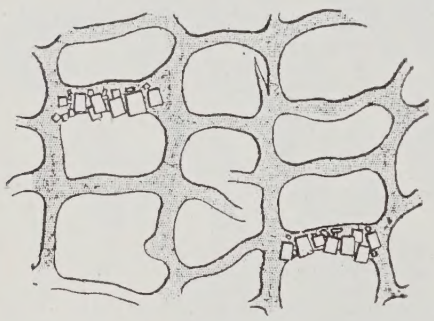


Fig. 203. — Coupe longitudinale de la région libérienne d'une tige de *Cephalotaxus Fortunei*, avec parois contenant des cristaux d'oxalate (d'après Solms-Laubach, *in* Belzung, 1900).

Parois répondant à d'autres types.

Les parois des vieilles cellules mortes sont souvent imprégnées, suivant des modes que l'on n'a pas précisés, par des *essences*, des *résines* ou des *matières tanoïdiques* ; les diverses qualités des bois dépendent en partie de la diversité, aux points de vue qualitatif et quantitatif, de ces imprégnations.

Les parois *colorées* par la présence de *pigments divers* ne sont pas rares. Il s'agit surtout, chez les Végétaux chlorophylliens de pigments tanoïdiques rouges ou bruns du groupe des phlobaphènes ; l'imprégnation de la membrane par la matière colorée paraît homogène.

Les parois des Algues brunes de l'ordre des Sphacélariales noircissent sous l'action de l'ammoniaque, phénomène encore inexpliqué ; elles rougissent sous l'action de la vanilline chlorhydrique, réactif du phloroglucinol, comme si elles étaient entièrement imprégnées par ce phénol.

Enfin, le *phytomélane* apparaît, dans les graines des Composées, plutôt comme une matière interstitielle séparant certaines assises de cellules, que comme un constituant des enveloppes cellulaires.

LES PAROIS CHEZ LES CHAMPIGNONS

La constitution des parois des Champignons est encore mal connue ; on sait seulement avec certitude qu'elle est variable suivant les groupes systématiques et toujours extrêmement complexe.

Chez les Saprolégniacées et les Péronosporacées, il semble que la paroi soit, en partie, constituée par de la cellulose, comme l'indiquent les travaux, concordants sur ce point de Mangin (1893) et de van Wisselingh (1897) ; à la cellulose serait associée, d'après Mangin, de la callose.

Chez les Myxomycètes, *les Chytridinées*, *les Mucorinées et les Eumycètes*, les parois présenteraient des caractères tout différents ; elles ont été, il est vrai, au moins chez les Eumycètes, l'objet d'études beaucoup plus nombreuses et approfondies. Dans l'exposé d'une question aussi complexe, on indiquera d'abord ce que l'on sait des *substances fondamentales* constitutives des parois de ces Champignons, et l'on envisagera ensuite les *substances accessoires* qui, dans certains cas, s'y peuvent surajouter.

Les substances fondamentales

On admettait, jusqu'en 1890, que la substance constitutive fondamentale des parois des Champignons était une *variété de cellulose* : la *métacellulose* de Frémy (1859), la « *Pilzzellulose* » (*fongocellulose*) de de Bary (1864), la *mycine* de Tschirch (1889). Il se serait agi d'une varitété très spéciale, car l'on avait, dès cette période, constaté que les parois des Champignons ne présentent pas toutes les réactions des celluloses typiques. Il est vrai que ces anomalies étaient attribuées, par Richter (1881), à la présence, au niveau des parois de ces Végétaux, de substances, telles que des protéides, en quantité suffisante pour troubler ou même masquer les réactions de la trame fondamentale cellulosique.

A partir de 1890, les travaux concordants de Gilson et de Winterstein orientent dans une voie nouvelle le problème de la constitution des parois des Champignons ; Gilson extrait de celles-ci une matière azotée et en même temps glucidique, colorable en violacé par l'acide sulfurique et l'iode : la *mycosine* ; or, comme Gilson et Winterstein ne tardent pas à le prouver chimiquement, cette « mycosine » *n'est autre chose que de la chitine.*

Van Wisselingh (1897), puis Brunswik (1921) ont confirmé, cette fois par voie *microchimique*, la présence de chitine dans les parois des Champignons ; Brunswik, dont le procédé est le plus direct, traite des coupes de Champignons supérieurs par la potasse, afin d'obtenir la transformation de la chitine en chitosane (cf. p. 360) ; après lavage, les coupes sont chauffées avec précaution dans de l'acide azotique dilué ; après refroidissement, l'azotate de chitosane ainsi formé précipite à l'état de sphéro-cristaux

caractéristiques, présentant, en lumière polarisée, le phénomène de la croix noire (fig. 204).

La chitine a été signalée ainsi dans les parois de *Plasmodiophora Brassicæ*, de *Synchytrium Taraxaci*, d'*Empusa Muscæ*, de plusieurs Mucoracées (*Mucor Mucedo*, *Chlamydomucor racemosus*, *Pilobolus crystallinus*, *Rhizopus nigricans*) et de la plupart des Eumycètes étudiés. Mais il importe de souligner que, dans chaque cas, elle n'existe qu'en *proportion relativement faible* : Proskuriakow évalue (1926) le poids des parois, chez les Eumycètes étudiés par lui (*Psalliota campestris*, *Lactarius volemus*, *Armillaria mellea*) à 20 %-44 % du poids sec total ; or, la quantité de chitine extraite des mêmes Champignons n'excède pas 2,8 à 5,5% du poids sec. Par conséquent, les parois ne sont pas faites exclusivement de chitine ; celle-ci n'intervient même, dans leur constitution, que pour une part relativement très faible ; elle est fondamentale par sa généralité, non par sa quantité.

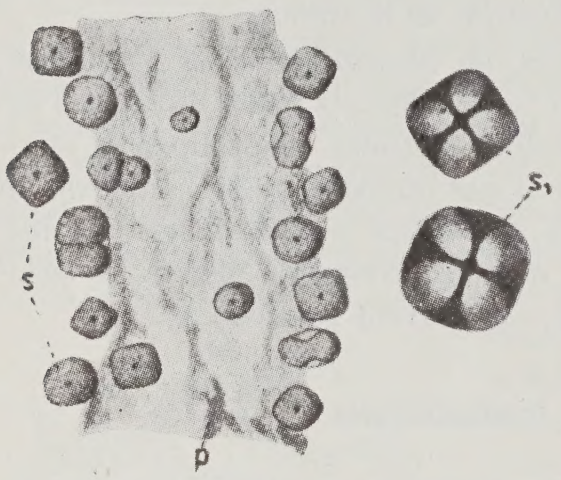


Fig. 204. — Sphérites de chitosane (*s*) obtenus au niveau d'une coupe (*p*) dans le carpophore de *Lepiota procera* ; s_1, mêmes sphérites, mais vus à un plus fort grossissement et en lumière polarisée (d'après Molisch, 1921).

Quelles sont les matières susceptibles de coexister avec la chitine dans les parois des Champignons ? Dès 1908, Tanret reconnaît que la chitine est mêlée, dans les parois, à un glucide auquel il donne le nom de *fongose* ; en 1926, Proskuriakow décèle la présence, à côté de la chitine, dans les parois de *Polyporus betulinus* et *Lactarius volemus*, d'un oside sans azote, délivrant, par hydrolyse, exclusivement du dextrose. Or, il est permis de se demander si ces glucides signalés par les chimistes ne seraient pas identifiables à la *callose*, dont Mangin a soutenu, depuis 1893, par des arguments microchimiques, la présence dans les parois des Champignons supérieurs (1). L'existence de la callose dans les parois de *Bornetina Corium* n'est, en effet, pas douteuse ; elle est non moins certaine dans de nombreux autres cas, dans celui, par exemple, des parois épaissies de *Spermophthora Gossypii*, étudiées par Guilliermond. Il semble donc que la callose puisse être considérée, en même temps que la chitine, comme un constituant fondamental de la paroi des Champignons ; il s'agirait alors le plus souvent, selon Mangin, de la callose sous sa forme condensée, non directement colorable par le bleu Coton.

On ne sait rien de plus précis concernant les substances fondamentales

1. D'après Mangin, en effet, les parois des Mucorinées seraient celluloso-pectiques, comme celles des Végétaux supérieurs : opinion qui n'a jamais été confirmée, mais plutôt, au contraire infirmée, par la découverte de chitine chez les Mucorinées (Wisseling).

de la paroi des Champignons ; on ne saurait affirmer qu'il ne faille pas compter parmi celles-ci des substances différentes de la chitine ou de la callose, et encore inconnues jusqu'à présent ; et l'on ignore complètement quel peut être le mode d'union de ces substances au sein des parois.

Les substances accessoires

Les substances existant, à titre accessoire, c'est-à-dire n'existant que dans certaines espèces, ou dans certains organes, dans les parois des Champignons, sont certainement très nombreuses et sont aussi mal connues que les substances fondamentales.

On citera d'abord des *amyloïdes* ou *hémicelluloses*, c'est-à-dire des substances colorables directement par les réactifs iodés. La paroi des ascospores des *Schizosaccharomyces* bleuit directement sous l'action de l'eau iodée ou des réactifs iodo-iodurés (Lindner) ; la matière responsable de cette propriété est sans doute une matière de réserve, car elle disparaît au moment de la germination ; de plus, ces ascospores ne contiennent pas de glycogène, contrairement à celles des autres Levures. On trouve aussi des amyloïdes dans la paroi de l'asque de nombreux Ascomycètes supérieurs ; il semble que, dans certains cas, ces amyloïdes représentent des réserves (*Peziza venosa*, p. ex.), comme l'a montré F. Moreau ; mais, dans d'autres cas (*Pustularia vesiculosa*, p. ex.), la substance bleuissable par l'iode apparaît à l'extrémité de l'asque sous forme d'un anneau suivant lequel s'effectue la déhiscence de l'asque ; elle paraît être due, alors, à une dégénérescence locale de la paroi (Guilliermond). A ces hémicelluloses des asques, Crié a donné le nom d'*amylomycine*.

La *géastérine*, de *Geaster fornicatus* (Wisselingh), l'*usnéine* d'*Usnea barbata* (Wisselingh), la *lichénine* de nombreux Lichens (cf. p. 362) sont des substances bleuissables par l'iode, et dont les propriétés, la localisation et le rôle, sont plus ou moins bien connus.

Les parois des Champignons peuvent encore contenir des *pigments très diversement colorés* et dont l'étude reste encore entièrement à faire ; les parois de *Plasmodiophora Brassicæ* comporteraient de la *kératine* (Wettstein) ; enfin, on peut s'attendre à rencontrer des *matières résineuses* dans les parois des Champignons supérieurs, et l'on ignore quelle est la constitution des mucilages si abondants chez certains Eumycètes (Trémellacées, *Ithyphallus*, etc...).

Parmi les problèmes cytologiques que pose l'étude des parois des Champignons, il faut encore citer ceux qui concernent les caractères morphologiques de la paroi des spores (zygospores des Phycomycètes ; ascospores et basidiospores ; conidies ; etc...). Ces spores sont extérieurement lisses, ou ornementées de manières très diverses, caractéristiques des genres ou même des espèces, dont la connaissance présente, par conséquent, une grande importance pour les systématiciens. Les volumineuses zygospores des Mucorinées sont enveloppées par une paroi complexe, faite de multiples couches superposées, bien étudiées par Vuillemin (1886).

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES GÉNÉRAUX ET CROISSANCE DES PAROIS

Les parois squelettiques ne constituent pas, en règle générale, des enveloppes rigoureusement closes, séparant le protoplasma du milieu qui l'entoure ; seules sont complètement imperméables les parois subérifiées qui limitent des cellules vides de matière vivante. Toutes les autres parois sont parfaitement perméables ; les parois celluloso-pectiques, celles des Champignons, etc... paraissent l'être sur toute leur étendue ; les parois lignifiées sont imperméables dans toutes les parties comportant de la lignine ; mais celle-ci ne constitue jamais un revêtement continu ; dans l'épaisseur de la paroi lignifiée et épaissie sont toujours réservés des emplacements au niveau desquels la paroi reste mince et perméable ; dans les cellules à paroi très épaissie, ces emplacements, sont situés au fond de véritables puits (fig. 205). A ces lieux épargnés par les processus de lignification, on donne le nom de *ponctuations*.

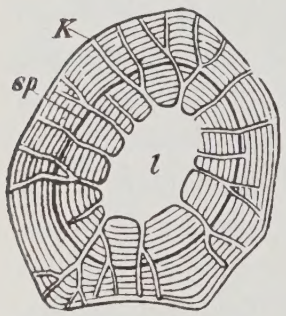


FIG. 205. — Coupe transversale d'une cellule pierreuse du tubercule de *Dahlia variabilis*. — *l*, lumière de la cellule ; *sp*, ligne de clivage séparant les couches externes des couches internes. — K, ponctuations (d'après SACHS, 1874).

Si mince et si perméable que puisse être la paroi, soit sur toute son étendue, soit au niveau des ponctuations, elle constitue encore une barrière séparant les protoplasmas des cellules voisines. Or, cette séparation n'est jamais continue : la paroi perméable est constamment perforée d'orifices, petits ou grands, au niveau desquels communiquent sans intermédiaire les protoplasmas des cellules voisines ; on sait que l'on donne aux tractus cytoplasmiques traversant ces perforations le nom de *plasmodesmes*. Les perforations de la membrane ont été aperçues pour la première fois dans les tubes criblés du liber (cf. p. 999). Observées ensuite par THURET et BORNET entre les cellules des Rhodophycées (1878), elles ont été signalées par TANGL dans l'albumen de *Strychnos*, de *Phoenix* et d'*Areca*. OLIVER, STRASBURGER, RUSSOW, GARDINER, HICK, KIENITZ-GERLOFF, Arth. MEYER, etc... les ont ensuite retrouvées et décrites dans les objets les plus divers. Dans la plupart des cas, ces perforations, bien que très nombreuses, sont extrêmement fines et, pour les apercevoir, il est indispensable de gonfler la paroi au moyen de réactifs appropriés. Quand les parois sont naturellement épaissies, les perforations, qui constituent de fins et longs canalicules, sont plus visibles, sauf lorsqu'elles sont, comme il arrive le plus souvent, strictement localisées au niveau des ponctuations. Enfin, dans quelques cas, ces perforations sont assez larges pour être vues dans les parois non épaissies ; telle est la règle chez les Ascomycètes, les Basidiomycètes et les Rhodophycées, où elles sont, en revanche, peu nombreuses, chaque cellule n'étant unie à sa voisine que par un seul canalicule ; MANGENOT a montré que, dans l'appa-

reil sporogène des Rhodophycées, les perforations des parois peuvent atteindre des dimensions exceptionnellement élevées, c'est-à-dire jusqu'à 100 μ de diamètre ; on peut, dès lors, étudier avec précision la structure des plasmodesmes et constater que ceux-ci ne constituent pas, dans ce cas, des tractus continus. Au niveau de chaque perforation, les protoplasmas des deux cellules voisines se touchent, sans se confondre ; sur toute la surface de con-

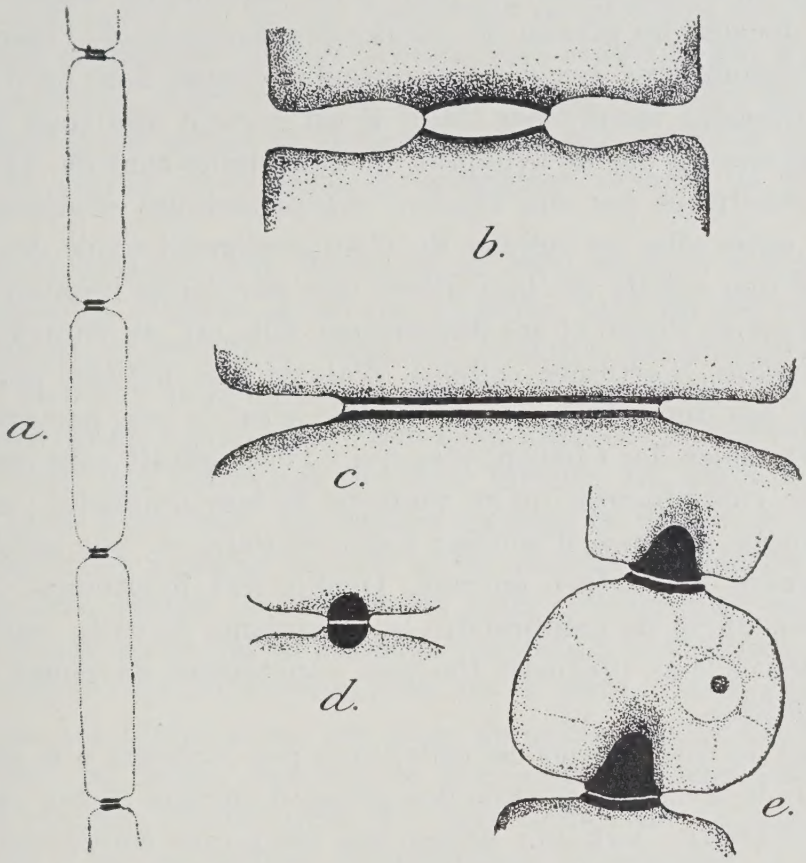


FIG. 206. — Plasmodesmes chez les Rhodophycées (demi-schématique). — *a*, une file de cellules unies bout à bout par un large plasmodesme avec synapse. — *b*, un plasmodesme de grande taille, avec ses deux membranes synaptiques, unissant deux articles du thalle d'un *Griffithsia*. — *c*, un plasmodesme plus volumineux encore unissant l'appareil sporogène de *Griffithsia* à l'article immédiatement sous-jacent. — *d*, un plasmodesme unissant deux cellules végétatives dans la paroi du cystocarpe de *Gracilaria confervoides*. — *e*, une cellule de l'appareil sporogène d'*Heterosiphonia coccinea* avec ses deux plasmodesmes : chacun comporte une synapse dont une des membranes est fortement gonflée. — Tous les plasmodesmes sont figurés en coupe transversale (d'après MANGENOT, 1930).

tact, ils sont limités par une membrane protéique, plus ou moins épaisse, homogène ou feuilletée, fixant intensément la laque ferrique d'hématoxyline. Tout plasmodesme est ainsi marqué par un couple de membranes sidérophiles, couple auquel MANGENOT a donné le nom de *synapse*. Or, l'étude des synapses révèle que celles-ci peuvent présenter des dispositions diverses, évidemment en rapport avec la circulation, d'une cellule à l'autre, de matières dissoutes ; les deux membranes peuvent, en effet, être identiquement disposées : minces toutes deux (fig. 206, *a*, *b*, *c*), ou renflées toutes deux (fig. 206, *d*) ; mais l'une des deux membranes peut être mince et

l'autre très renflée : dissymétrie qui se répète, avec la même orientation, dans toutes les cellules d'une même file (fig. 206, *e*). Ces dispositifs ne constituent pas une particularité des Rhodophycées; F. Moreau les a retrouvés (1930) chez divers Basidiomycètes ; Mangenot a montré qu'ils existent vraisemblablement au niveau des plasmosdemes de nombreux autres Végétaux, et certainement dans les perforations des cribles libériens (Cf. p. 999) ; enfin, d'après ce même auteur, le petit grain sidérophile, appelé *nodule de* Bizzozzero, localisé au niveau de chaque plasmodesme de l'épiderme malpighien des Mammifères, serait un minuscule synapse dont les constituants seraient étroitement rapprochés. Mais il est certain que tous les plasmodesmes ne présentent pas de synapses ; et sans doute sont-ils, dans de nombreux cas, constitués par des tractus cytoplasmiques continus, tels que ceux reliant entre elles les cellules du tissu conjonctif étoilé des Animaux.

La paroi d'une cellule est loin d'être une enveloppe immuable, strictement fixée dans sa forme et ses dimensions. Elle est, au contraire, susceptible de *croissance.* Certaines cellules, d'abord très petites, peuvent finir par atteindre des dimensions considérables : c'est le cas, par exemple, des cellules internodales des Charophytes, qui, à l'état adulte, sont cent ou deux cent fois plus volumineuses qu'au moment de leur naissance ; or, la paroi qui les enveloppe ne cesse d'épouser leurs contours et, par suite, présente un accroissement de surface énorme. Depuis fort longtemps, les cytologistes se préoccupent de comprendre le mécanisme de cette croissance et, pour expliquer celle-ci, plusieurs théories, rapidement devenues classiques, ont été proposées.

La première de ces théories est celle émise par Naegeli à la suite de ses recherches sur la structure interne des grains d'amidon et des parois cellulosiques (1858-1864) ; Naegeli admet que ces parois sont constituées par des cristaux ultra-microscopiques solides, les *micelles*, tous orientés semblablement et noyés dans un milieu fluide ; la croissance, en surface et en épaisseur, résulterait de l'intercalation, entre les micelles déjà existantes, de micelles nouvellement formées, les distances entre ces éléments restant les mêmes ; à ce phénomène, il donne le nom d'*intussusception.*

Strasburger, au début de ses recherches sur les parois (1882, 1889), se refuse à admettre la réalité de l'intussuception ; pour ce savant, les parois sont faites de couches superposées dont les molécules sont unies en réseau ; la croissance en surface est due à la distension de ce réseau, sans intercalation de molécules nouvelles, la croissance en épaisseur, à l'*apposition* de nouvelles couches moléculaires.

Pour diverses raisons, Pfeffer, en 1892, puis Strasburger lui-même, en 1898, ont admis que les deux théories de l'intussusception et de l'apposition pouvaient se compléter sans s'exclure et rendre compte ainsi d'un grand nombre de faits : un accroissement en surface aussi considérable que celui signalé chez les *Chara* ne saurait être compris sans admettre l'intercalation, dans la paroi, d'éléments nouveaux ; et, d'autre part, la disposition en couches concentriques de tant de parois paraît impliquer, d'une manière évidente, des phénomènes d'apposition. Mais, même ainsi com-

binées, ces deux théories n'expliquent pas tout. Ainsi que le fait remarquer HENNEGUY, « on voit, chez les *Glœocapsa* et d'autres petites Algues unicellulaires, une cellule se diviser d'abord en deux, dans sa membrane d'enveloppe primitive. Chaque cellule-fille ainsi formée se divise à son tour dans sa nouvelle membrane d'enveloppe ; il en résulte que la première finit par contenir 4, 8 et même 16 cellules qui se sont accrues avant de se diviser. Il faut admettre que la membrane cellulosique commune qui les réunit, et qui est séparée de tout protoplasma cellulaire par d'autres membranes de cellulose, subit un accroissement dans sa masse pour s'agrandir sans s'amincir ». On devait se demander alors par l'activité de quel protoplasma était accrue cette paroi, apparemment séparée de toute matière vivante.

Une théorie proposée par WIESNER, en 1892, rendrait compte même de ces cas singuliers. D'après ce savant, la paroi, tant qu'elle est susceptible d'accroissement, contiendrait, dans son intimité, un protoplasma spécial, destiné à l'élaborer : le *dermatoplasma.* Celui-ci comporterait, d'après WIESNER, des particules, appelées *dermatosomes*, disposées à intervalles réguliers, et unies les unes aux autres par de fines fibrilles. La paroi ne serait donc pas, dans cette hypothèse, un produit excrété *en dehors* du protoplasma, mais une inclusion déposée au sein d'une couche cytoplasmique spéciale. Rien ne prouve encore la justesse de cette conception ; celle-ci ne s'en recommande pas moins par sa puissance explicative, et la tendance actuelle paraît être en faveur d'interprétations de ce genre : HANSTEEN-CRANNER, par exemple a soutenu, dans une série de publications (1919, 1922), que la paroi serait un réseau colloïdal de celluloses et d'hémi-celluloses dans les mailles duquel s'étendraient des diverticules de la membrane protoplasmique ; les recherches actuellement poursuivies, au moyen des méthodes modernes d'investigation, sur la structure moléculaire des parois, permettront sans doute d'améliorer grandement ces hypothèses.

CHAPITRE VIII

RÉSUMÉ DES NOTIONS ACQUISES SUR LA CONSTITUTION MORPHOLOGIQUE DU PROTOPLASMA

Avec l'étude des parois squelettiques s'achève la première partie de cet ouvrage, c'est-à-dire l'exposé des connaissances actuelles sur les constituants morphologiques de la matière vivante. Cet exposé permet de se rendre compte des progrès considérables réalisés, depuis moins de vingt ans, dans ce domaine fondamental de la Cytologie. Il nous a révélé une structure extrêmement complexe et il semble utile, avant d'envisager d'autres sujets, de résumer les données ainsi acquises afin d'en dégager les lignes essentielles.

Le cytoplasma. — Le cytoplasma proprement dit se présente, sur le vivant, comme une substance colloïdale homogène, translucide, optiquement vide à l'ultramicroscope, à l'état d'hydrogel, élastique et plus ou moins fluide, presque toujours en mouvement. Il ne fixe aucun des colorants vitaux, soit qu'il les réduise ou les transforme d'une autre manière, soit que ceux-ci ne fassent que le traverser pour s'accumuler dans les vacuoles. Les fixateurs, en coagulant le cytoplasme, lui donnent, selon la brutalité plus ou moins grande de leur action, une structure granulo-alvéolaire plus ou moins accusée et, ensuite, permettent de le colorer par toutes les teintures acides d'aniline. Le cytoplasme de toute cellule, animale ou végétale, à l'exception des organismes les plus inférieurs (Cyanophycées et Bactéries), renferme en suspension, *d'une manière constante*, un *noyau* et deux catégories d'éléments figurés, formant, par leur ensemble, deux systèmes ou groupements permanents : le *chondriome* et les *vacuoles* ; en outre, la plupart des cellules contiennent, suspendues dans le cytoplasme, des granulations lipoïdiques de grandeur et composition diverses.

Le noyau. — Les noyaux sont des corps qui tendent à réaliser la forme sphérique, mais sont essentiellement malléables et peuvent affecter, suivant l'espace qui leur est laissé dans la cellule, des formes lenticulaire, cylindrique, etc... Toutefois, les noyaux de cellules soumises à certaines

conditions physiologiques (cellules de tissus « nourriciers », cellules situées dans une zone d'infection parasitaire) sont souvent plus ou moins découpés, lobés, et la surface de contact entre eux et le cytoplasme se trouve ainsi accrue.

Les noyaux ne sont pas des corps homogènes : ils présentent, au contraire, une structure complexe ; tous les noyaux contiennent, en leur intérieur, un ou plusieurs corpuscules acidophiles : les *nucléoles*, et une matière basophile figurée, dont la disposition, très variable, répond au moins à deux types principaux ; tantôt, en effet, cette matière forme un réseau irrégulier, porteur de granulations ou d'empâtements plus ou moins volumineux ; les noyaux de ce type présentent, *in vivo*, un aspect granuleux ; — tantôt, la matière basophile constitue un certain nombre de corpuscules arrondis, indépendants ou anastomosés par des tractus extrêmement fins, dispersés dans la cavité nucléaire et appelés *prochromosomes* ; les noyaux de ce type présentent, *in vivo*, un aspect homogène, les prochromosomes étant presque invisibles sans coloration. — La matière acidophile des nucléoles, de même que la matière basophile du réseau ou des prochromosomes, sont noyées dans un fluide dont les propriétés sont encore mal connues : la *caryolymphe*.

Les noyaux se multiplient exclusivement par division, et celle-ci comporte des processus très complexes. *Chez quelques Végétaux inférieurs*, la division peut avoir lieu par simple étranglement (*amitose*). Mais, le plus souvent, la division implique un agencement, *sous forme de filaments*, de la matière basophile du noyau (*mitoses*). Les mitoses comportent deux types, suivant que les filaments basophiles sont en *nombre indéterminé* et ensuite coupés *transversalement* en deux parties *approximativement pareilles*, ou sont, au contraire, *en nombre fixe*, et ensuite coupés *longitudinalement* en deux moitiés *rigoureusement égales* ; dans le premier cas, ces filaments sont appelés *chromospires* et le processus de division lui-même est nommé *haplomitose* ; dans le deuxième cas, les filaments sont appelés *chromosomes* et le processus de division est une *mitose vraie*. L'haplomitose est encore relativement mal connue ; la mitose vraie, au contraire, a été l'objet d'études très nombreuses : elle se déroule en un certain nombre de phases successives, dont la première, ou *prophase*, caractérisée par la transformation des prochromosomes ou du réseau, en chromosomes définitifs qui, le plus souvent, subissent dès lors leur clivage longitudinal, se déroule suivant autant de processus différents qu'il existe de types différents de noyaux quiescents. La deuxième phase de la mitose, ou *métaphase*, est marquée par la disposition des chromosomes clivés (ou qui, chez certaines plantes, sont fissurés seulement à ce stade) dans le plan équatorial d'une masse fusiforme, le *fuseau*, constitué par la caryolymphe quelque peu modifiée. Les autres phases (anaphase, télophase) de la mitose sont occupées par la séparation des chromosomes-fils, leur migration, en deux groupes égaux, vers les pôles opposés du fuseau, et la constitution de deux noyaux-fils.

Les noyaux sont faits, globalement, de nucléoprotéides peu saturés, c'est-à-dire dans la molécule desquels une partie des acides nucléiques

sont libres. D'où l'acidité, donc la basophilie et la charge électrique négative de la substance constitutive du réseau et des chromosomes.

Les noyaux sont indispensables au fonctionnement du protoplasma ; mais on ne saurait encore préciser exactement le rôle qui leur est dévolu ; divers indices tendent à faire supposer qu'ils interviennent d'une manière particulièrement active dans tous les processus de synthèse biochimique, et l'on ne saurait concevoir sans eux de croissance ou de multiplication.

Le chondriome. — Le chondriome est constitué par de petits éléments appelés chondriosomes, de 1 μ ou de moins de 1 μ, en forme de grains (mitochondries) ou de filaments (chondriocontes), facilement visibles sur le vivant, grâce à leur réfringence supérieure à celle du cytoplasme. Ces élé-

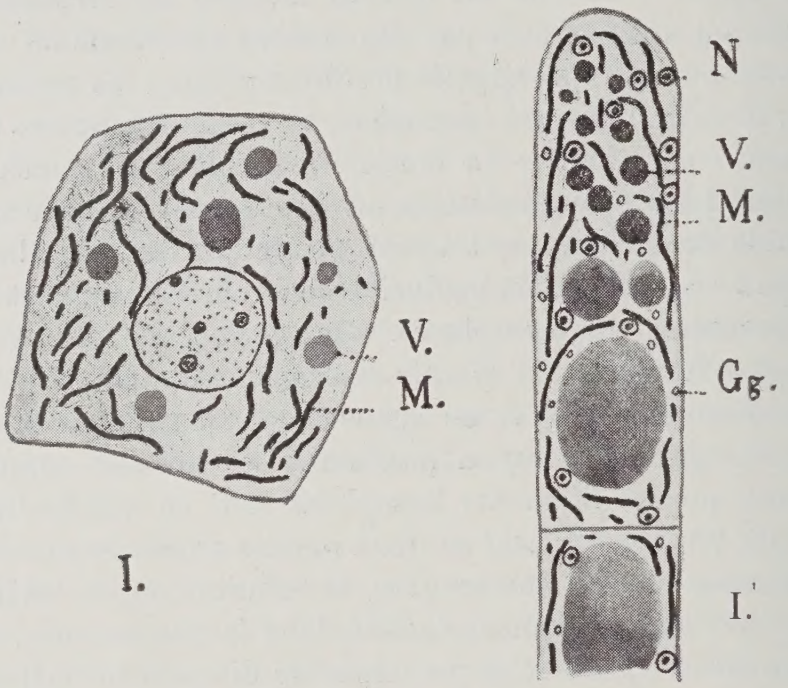


FIG. 207. — I. Schéma représentant le chondriome d'une cellule hépatique de Vertébré. — II. Schéma représentant le chondriome d'une cellule d'un Champignon (*Endomyces Magnusii*). — M, chondriosomes ; N, noyaux ; V, vacuoles ; Gg, globules lipoïdiques.

ments peuvent être, dans une même cellule, soit tous à l'état de grains, ou tous à l'état de chondriocontes, soit sous les deux formes. La forme de grain passe d'ailleurs, par allongement, à la forme de chondrioconte et les filaments, par fragmentation, peuvent revenir à l'état de grains.

Les chondriosomes sont constitués par une substance semi-fluide, très plastique, de nature lipoprotéique, beaucoup plus riche en lipoïdes que le cytoplasme. Ils sont lentement entraînés par les courants cytoplasmiques, en se déformant sans cesse. Ils sont très fragiles et leur altération se manifeste par leur transformation, tout à fait caractéristique, en grosses vésicules à paroi réfringente et à centre liquide. Ils se transmettent, par division, de cellules en cellules et ne paraissent pas se former autrement que par divisions de chondriosomes préexistants. Les chondriosomes ont la propriété de se colorer vitalement par le vert Janus et les violets de Dahlia et de méthyle, mais seulement dans les cellules très près de mourir, et leur colora-

tion est rapidement suivie d'altération (vésiculisation). Les chondriosomes persistent sous cette forme pendant toute la durée de vie des cellules et ne montrent, par leur aspect morphologique, aucun détail qui permette de nous renseigner sur leur fonction.

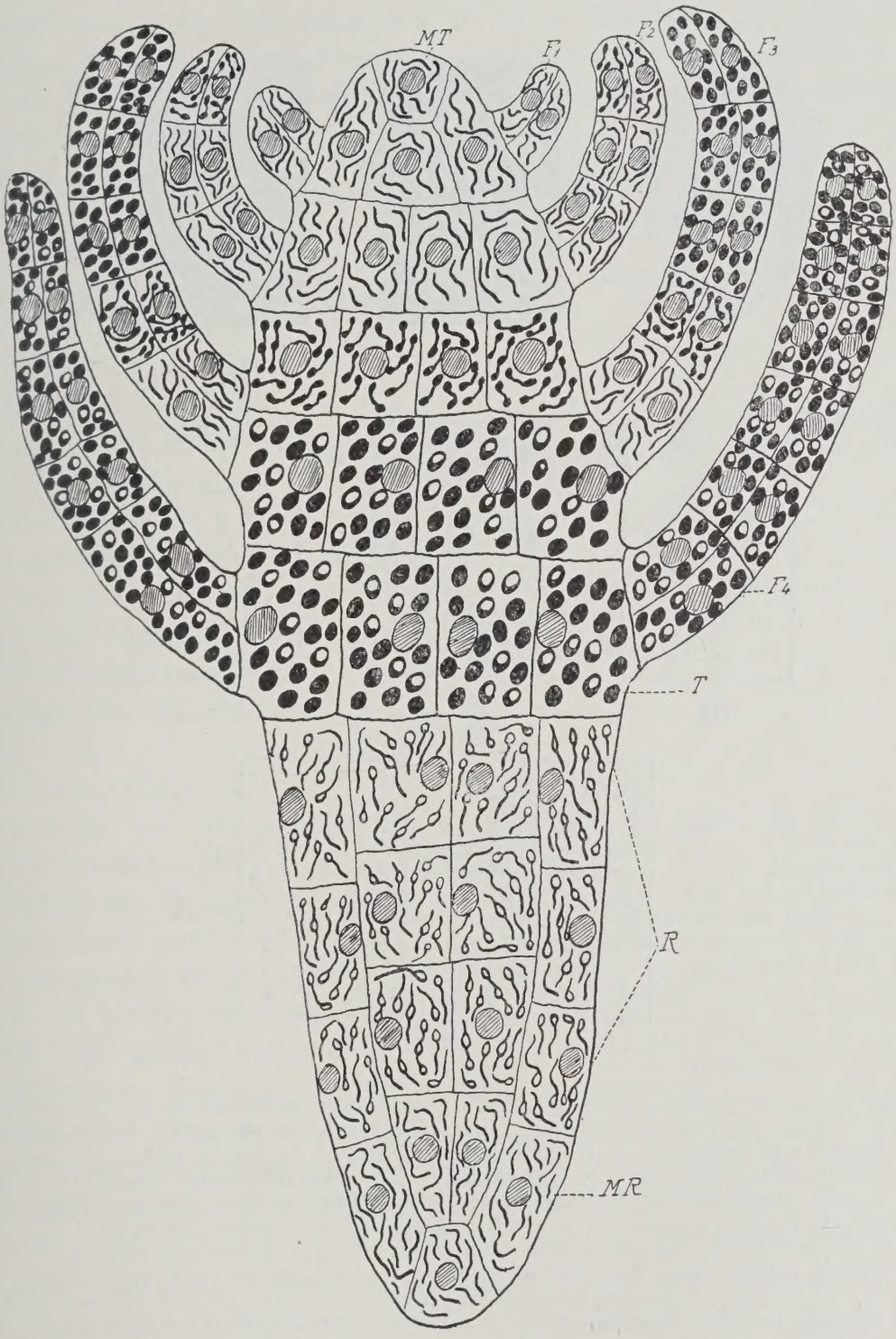


FIG. 208. — Schéma d'une Phanérogame, montrant l'évolution des plastes.—MT, méristème terminal de la tige ; F_1, F_2, F_3, F_4, ébauches foliaires successives ; T, tige ; MR, méristème terminal de la racine ; R, tissus différenciées de la racine. Dans les méristèmes de la tige et de la racine, ainsi que dans les plus jeunes ébauches foliaires, les plastes sont représentés par des chondriocontes. Dans la tige et la feuille, ils se transforment en gros chloroplastes élaborant de l'amidon. Dans la racine, ils restent à l'état de chondriocontes et, sans modifier leurs formes, ni produire de chlorophylle, élaborent de l'amidon.

Dans les cellules des Champignons et des Animaux, tous les chondriosomes sont identiques entre eux (fig. 207). Mais, dans les cellules des Végétaux chlorophylliens, on observe une certaine catégorie d'éléments tout à fait semblables, *par leurs formes*, *leurs dimensions* et *leurs caractères histochimiques* aux chondriosomes, mais qui s'en distinguent, en appa-

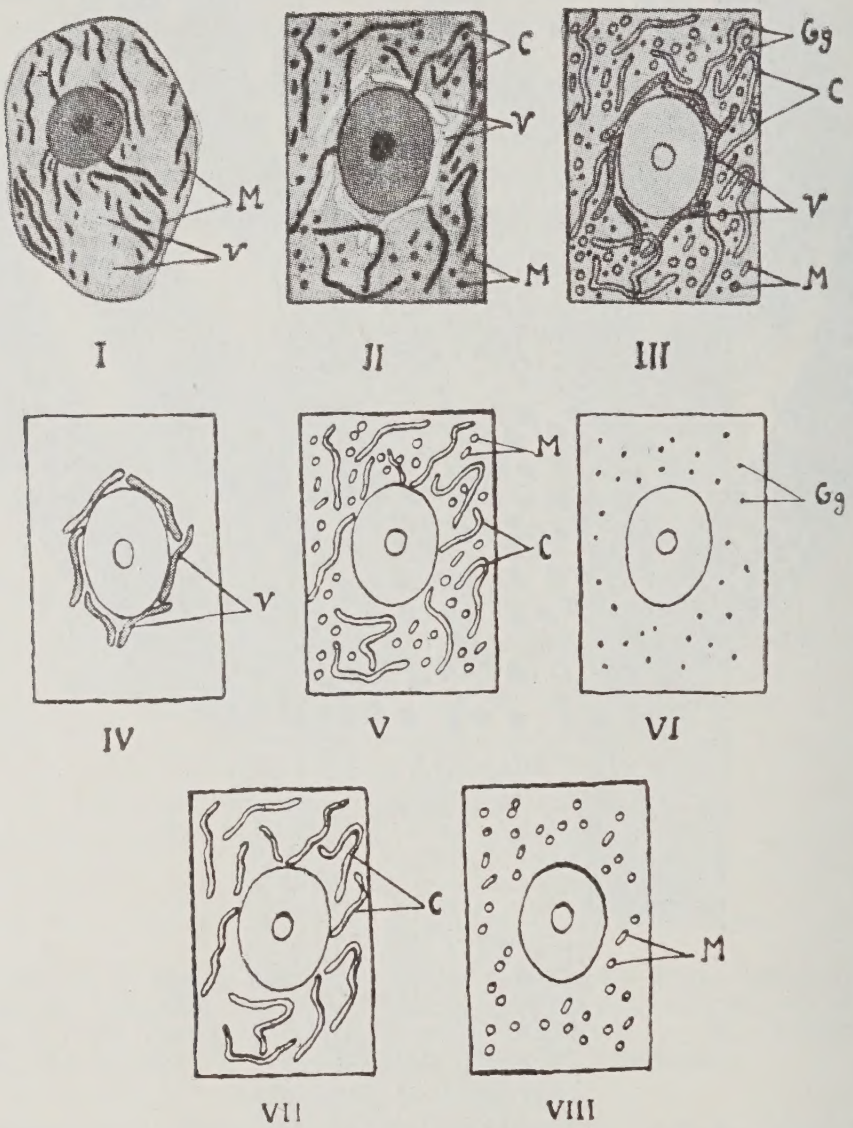


FIG. 209. — Schéma représentant la structure générale de la cellule. — 1. Cellule du foie de Grenouille, par la méthode de Regaud : M, chondriosomes ; V, vacuoles. — II, Cellule épidermique de feuille d'*Iris germanica*, par la même méthode : C, leucoplastes ; M, chondriosomes inactifs ; V, vacuoles filamenteuses, non colorées. — III, Même cellule, colorée vitalement par le rouge neutre : V, vacuoles filamenteuses, seules colorées ; C, chodriocontes ; M, chondriosomes ordinaires ; Gg, granules lipoïdiques. — IV, Même cellule dans laquelle le système vacuolaire est seul représenté. — V, *Id.*, avec le chondriome seul représenté. — VI, *Id.*, avec les granules lipoïdiques seuls représentés. — VII, *Id.*, avec leucoplastes seuls représentés. — VIII, *Id.*, avec les chondriosomes ordinaires seuls représentés (D'après GUILLIERMOND, 1920).

rence au moins, par leur fonction. Ces éléments, appelés *plastes*, ont, comme les chondriosomes, la propriété de se diviser et il est démontré qu'ils ne se forment jamais de *novo*. Ils évoluent parallèlement aux chondriosomes ordinaires avec lesquels ils se confondent à certains stades et ils con-

servent leur individualité au cours du développement (fig. 208). Ils ne se distinguent des chondriosomes que par leur pouvoir d'élaborer, selon les cellules où ils se trouvent, des grains d'amidon, de la chlorophylle, des pigments carotinoïdes, etc..., et, pendant leur activité, le produit qu'ils élaborent modifie considérablement leur forme, ce qui permet alors de les distinguer des autres chondriosomes. Ils ne se détruisent pas pendant leur fonctionnement : les grains d'amidon, qu'ils forment à leur intérieur, peuvent, de tout petits qu'ils apparaissent d'abord, prendre des dimensions volumineuses, sans que le plaste, réduit à une mince écorce l'entourant, ne cesse d'exister ; le grain d'amidon une fois digéré, la plaste reprend sa forme initiale (fig. 210, A). Les chloroplastes, c'est-à-dire les plastes remplis de chlorophylle et souvent très gros, peuvent eux-mêmes, dans certains cas, perdre leur pigment et reprendre l'aspect d'un minuscule chondriosome (fig. 210, C).

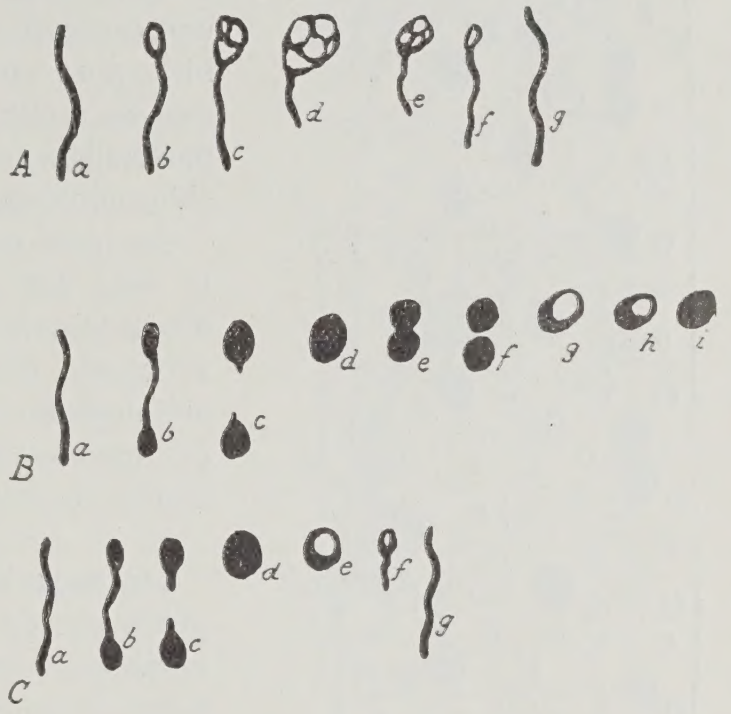


FIG. 210. — Schéma de l'évolution des plastes. — A, Leucoplaste ; *a*, au repos ; *b*, *c*, *d*, formation d'un grain d'amidon composé ; *e*, *f*, *g*, résorbtion de cet amidon et retour du plaste à sa forme primitive. — B, Chloroplastes ; *a*, Leucoplaste au repos ; *b*, *c*, leucoplaste en voie de se transformer en chloroplaste ; *d*, chloroplaste formé ; *d*, *e*, division du chloroplaste ; *g*, *h*, le chloroplaste forme de l'amidon ; *i*, l'amidon s'est résorbé. — C, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, formation d'un chloroplaste avec grain d'amidon ; *f*, *g*, résorption de l'amidon et de la chlorophylle et retour à l'état initial de chondrioconte.

Dans les cellules embryonnaires ou dans toutes les cellules adultes dépourvues de chlorophylle, il est généralement impossible de distinguer les plastes, alors à l'état de repos, des chondriosomes. Parfois, cependant, on peut reconnaître les deux catégories d'éléments par le fait qu'à un même stade du développement, ils n'affectent pas la même forme : l'une est à l'état de chondriocontes et l'autre à l'état de mitochondries, ou inversement (fig. 209). L'étude de certaines Algues dans lesquelles la chlorophylle persiste à tous les stades du développement (fig. 211) et où, par conséquent, les plastes élaborent constamment de la chlorophylle, a permis de démontrer que ceux-ci n'ont aucun lien génétique avec les autres chondriosomes. Dans certaines Algues, d'ailleurs, il n'existe qu'un seul chloroplaste par cellule, organe volumineux qu'on désigne souvent sous le nom de *chromatophore*. Enfin, même dans certains Végétaux supérieurs (Sélaginelles, fig. 212), les cellules ne renferment qu'un seul plaste : celui-ci

dérive de la différenciation d'un petit plaste se distinguant des autres chondriosomes par le fait qu'il est légèrement plus épais et accolé contre la surface du noyau.

Les chondriosomes ne peuvent donc être distingués des plastes que dans la mesure où ceux-ci fonctionnent et l'analyse la plus délicate ne saurait déceler la moindre différence entre un chondriosome banal et un plaste en état de repos fonctionnel. On est ainsi amené à considérer les plastes comme formant une catégorie de chondriosomes susceptibles d'un fonctionnement spécial : ils sont en relation avec la photosynthèse et particuliers aux cellules des Végétaux chlorophylliens.

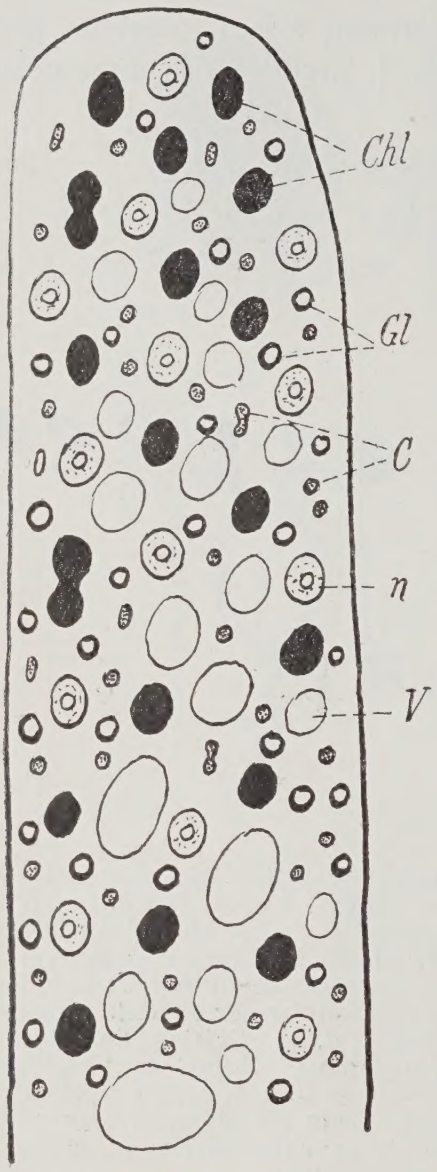


Fig. 211. — Schéma de la structure d'une Algue verte siphonée (*Vaucheria*). — *Chl*, chloroplastes ; *C*, chondriosomes ordinaires ; *n*, noyaux ; V, vacuoles ; Gi, granulations lipoïdiques.

On n'est pas encore très renseigné sur le rôle des chondriosomes proprement dits ; toutefois, il semble qu'ils doivent avoir une fonction importante dans le métabolisme cellulaire, dont le rôle joué par les plastes ne serait qu'une manifestation particulière.

Les vacuoles. — Les vacuoles sont représentées dans les cellules jeunes par de nombreux et minuscules éléments, en forme de grains ou de filaments, semi-fluides (fig. 213), et constitués par des colloïdes de nature variée, le plus souvent protéiques, en solution très condensée ; il en est de même dans les parties jeunes de certains organismes siphonés (fig. 214). Ces éléments sont parfois visibles sur le vivant par la réfringence ou la couleur de leur contenu (pigments anthocyaniques) et, dans le cas, plus fréquent, où ils ne le sont pas, une coloration vitale au rouge neutre qui les colore électivement suffit à les mettre en évidence presque immédiatement. Ces éléments sont très déformables et, comme les chondriosomes, ils peuvent être entraînés par les courants du cytoplasme. Les mouvements du cytoplasme modifient, d'ailleurs, constamment leurs formes. Au cours de la différenciation cellulaire, ces éléments se gonflent par hydratation et se transforment en petites vacuoles fluides qui se fusionnent les unes aux autres ; ainsi naissent les grandes vacuoles des cellules adultes (fig. 213). Mais cet état des vacuoles n'est pas nécessairement définitif. En effet, dans certaines conditions de désim-

bibition du cytoplasme, il peut se produire des échanges d'eau entre la vacuole et le cytoplasme : les vacuoles liquides, même très grosses, cèdent une partie de leur eau au cytoplasme, qui se gonfle, comprime les vacuoles, émet des prolongements qui divisent ces dernières en un grand nombre de petites vacuoles semi-fluides, rondes ou filamenteuses, analogues à celles qui caractérisent l'état embryonnaire des cellules. La vacuole unique ou les grosses vacuoles subissent alors une *véritable pulvérisation*. Une déshydratation plus forte survenant, et le cytoplasme lui-même se déshydratant, les petites vacuoles semi-fluides peuvent même, par une perte d'eau plus considérable, se transformer en corpuscules solides (*grains d'aleurone* des graines). Par suite d'une nouvelle hydratation de la cellule, ces corpuscules sont susceptibles d'absorber de l'eau, de se gonfler et de se fusionner à nouveau pour redonner une grosse vacuole liquide. *Il y a réversibilité entre les deux aspects si différents des vacuoles.*

Dans leurs phases semi-fluides, les vacuoles ressemblent parfois beaucoup aux chondriosomes, mais elles s'en distinguent toujours par leurs caractères histochimiques tout à fait différents. A quelque phase qu'elles soient de leur développement, les vacuoles ont, en effet, une propriété remarquable, celle d'accumuler très rapidement les colorants vitaux (rouge neutre, bleu de méthylène, de crésyl, de toluidine, de Nil, etc...) qui ne teignent jamais les chondriosomes. Ce pouvoir est en relation directe avec la vie cellulaire : dès que la cellule meurt, la coloration des vacuoles disparaît pour faire place à celle du protoplasme lui-même ; *cette coloration est donc essentiellement vitale*. Les colorants donnent aux vacuoles semi-fluides et mitochondriformes une teinte

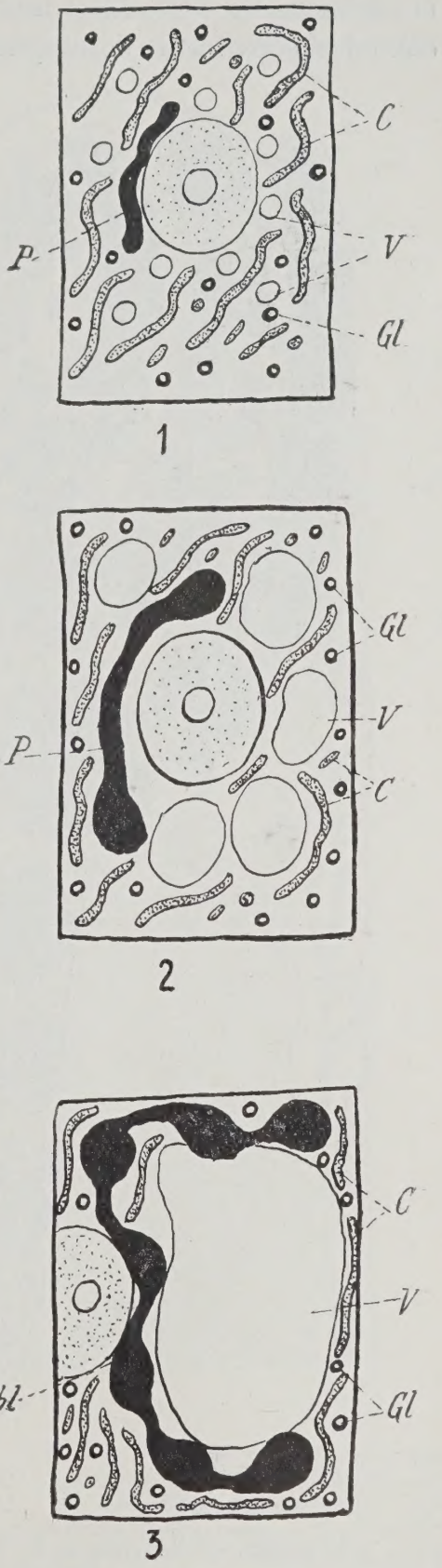


FIG. 212. — Schéma de la structure d'une cellule de Sélaginelle. — 1, Cellule apicale ; 2 et 3, stades ultérieurs ; P, plastes (représentés en noir) ; C, chondriosomes (représentés en gris) ; V, vacuoles ; Gg, globules lipoïdiques.

homogène et intense, et aux vacuoles liquides, une coloration uniforme et diffuse, ou bien déterminent, dans ces dernières, la précipitation des colloïdes, sous forme de corpuscules fortement colorés et agités de mouve-

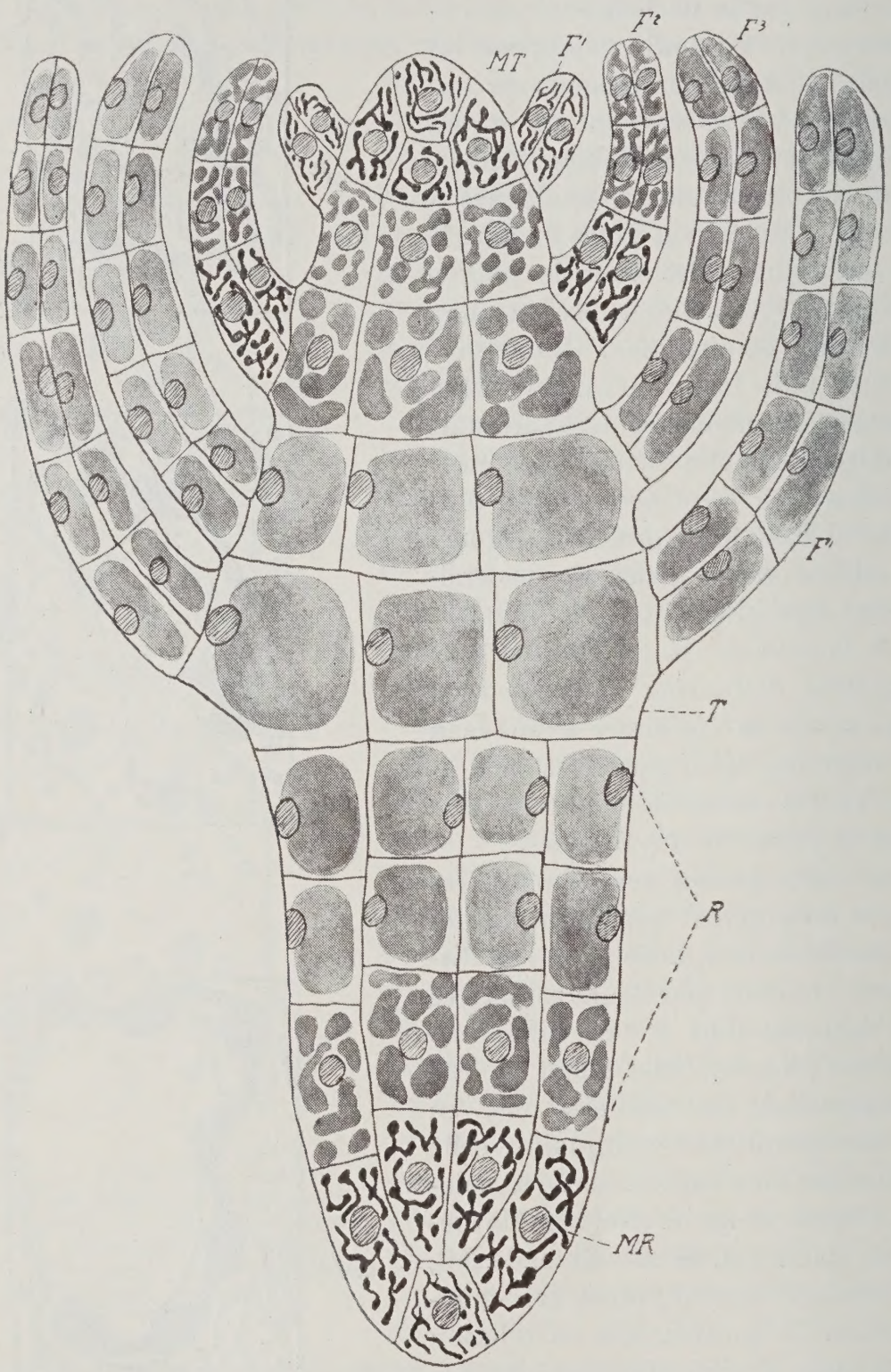


Fig. 213. — Schéma de l'évolution des vacuoles dans une Phanérogame (même légende que la fig. 208).

ments browniens. En outre, sauf quand elles sont à l'état solide (grains d'aleurone) ou à l'état de solution colloïdale très condensée, les vacuoles ne se colorent pas par les techniques mitochondriales qui les laissent apparaître sous forme de canalicules incolores, semblables à l'appareil de

Holmgren décrit dans les cellules animales. Elles ont la propriété de réduire les sels d'argent et, souvent, de noircir à la suite d'une longue imprégnation osmique: elles produisent avec ces substances, dans leurs phases filamenteuses et réticulaires, des images semblables à l'appareil de Golgi des cellules animales. Il est actuellement prouvé que les formations connues dans les cellules animales sous le nom de canalicules de Holmgren et de canalicules de Golgi correspondent, en grande majorité, à des images d'une même formation obtenues par des méthodes différentes, l'une en négatif, l'autre en positif et représentant des vacuoles semblables à celles des cellules végétales. Les autres ne représentent que des chondriosomes et des plastes fortement altérés par les méthodes d'imprégnation osmique.

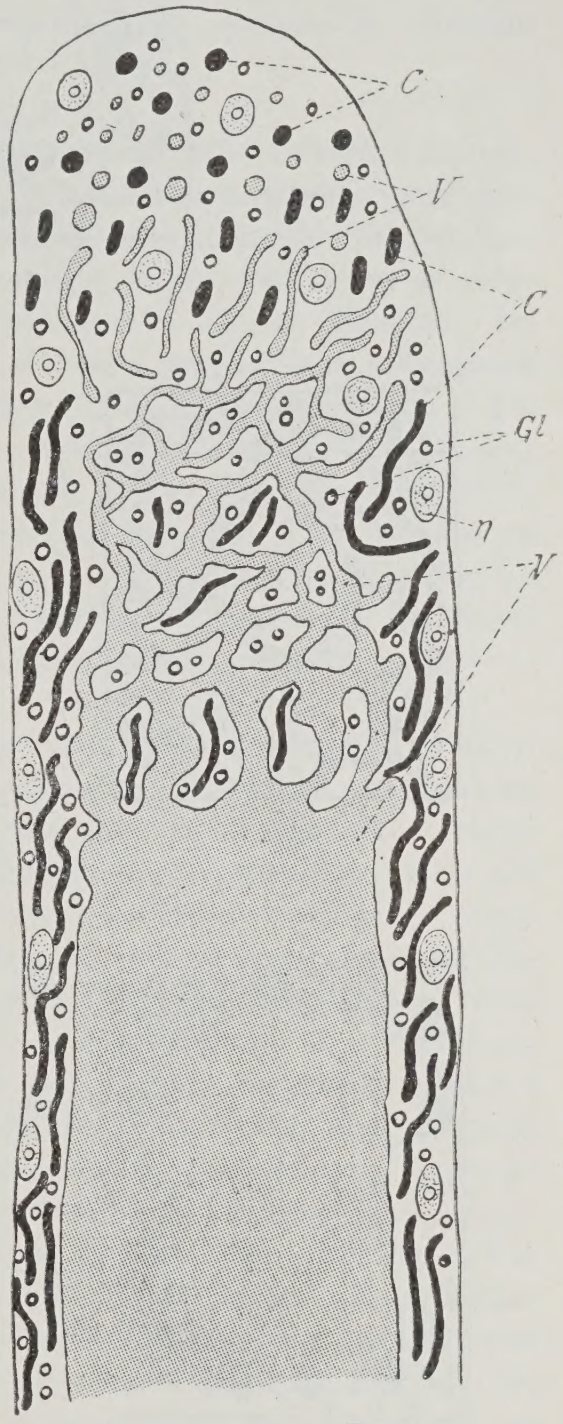


FIG. 214. — Schéma de la structure d'un *Saprolegnia*. — C, chondriosomes ; V, vacuoles ; *n*, noyaux ; Gl, granulations lipoïdiques. — Les vacuoles, d'abord mitochondriformes, se fusionnent en un seul canal vacuolaire.

Les vacuoles peuvent naître *de novo* dans le cytoplasme : on pourrait admettre qu'elles résultent des produits de l'activité cellulaire, (substances de réserve ou de déchets), sécrétés par le cytoplasme, sous forme de colloïdes non miscibles avec les colloïdes cytoplasmiques et qui, doués d'un pouvoir d'imbibition illimité, se transformeraient en vacuoles liquides. Ce caractère, joint à l'extrême diversité constatée dans la composition chimique des vacuoles, achève de séparer radicalement les vacuoles des chondriosomes qui ne semblent naître que par division de chondriosomes préexistants et présentent toujours la même constitution chimique. La ressemblance qu'offrent parfois les jeunes vacuoles avec les chondriosomes, paraît tenir exclusivement à ce que, au moment où elles se forment, les vacuoles possèdent une viscosité assez analogue à celle des chondriosomes et obéissent, par conséquent, aux mêmes lois que ces derniers éléments ; il n'y a là qu'une simple convergence. Il résulte donc de ce qu'il vient d'être dit que les

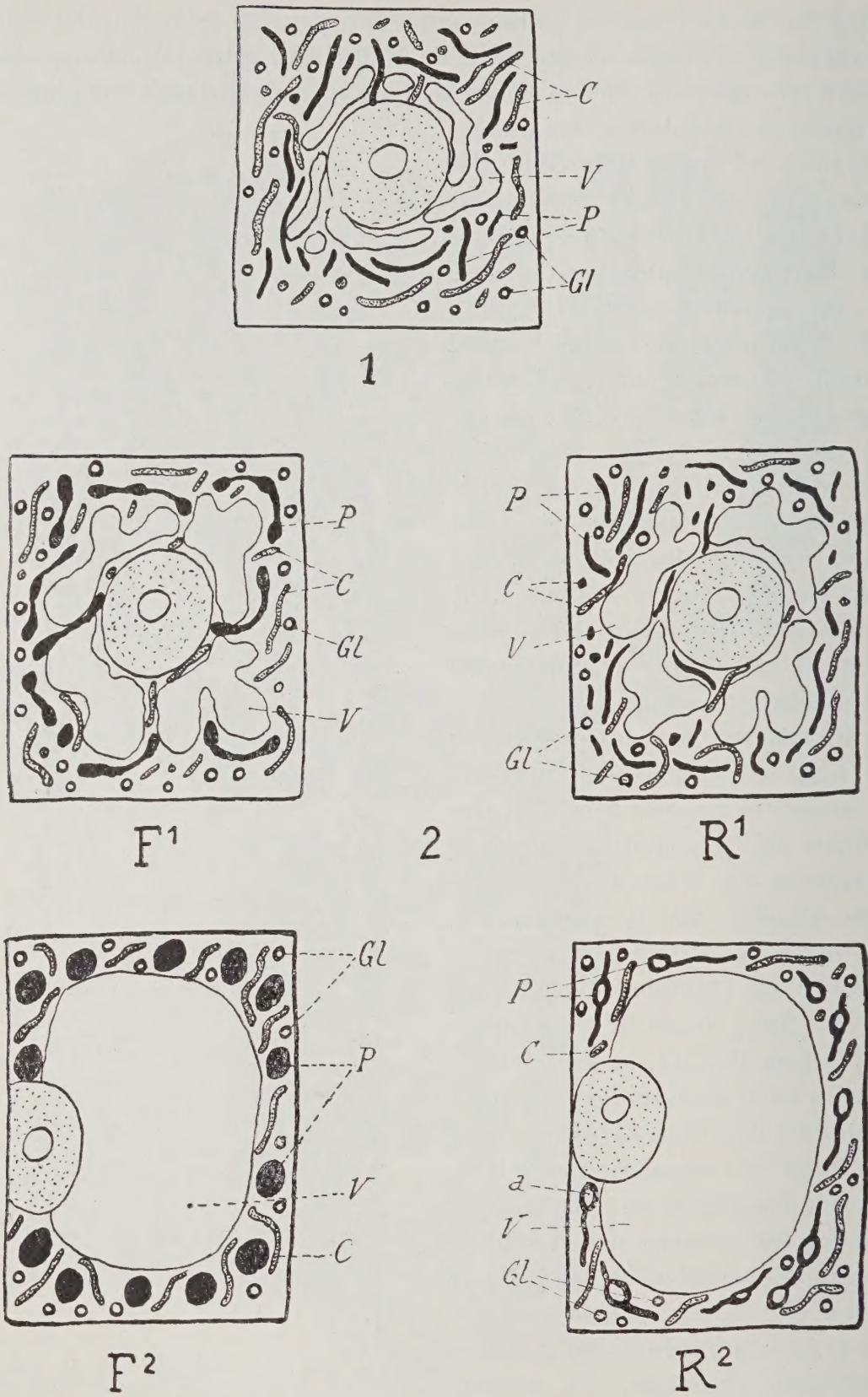


FIG. 215. — Schéma de la structure d'une cellule de Phanérogame. — 1, cellule de méristème. — F_1, F_2, différenciation cellulaire dans la feuille : R_1, R_2, *id.*, dans la racine. Les plastes (P) sont représentés en noir, les chondriosomes (C) en gris. Les vacuoles (V) sont incolores. Les plastes se transforment en gros chloroplastes dans les cellules différenciées de la feuille (F_1 et F_2), tandis que, dans les cellules différenciées de la racine, sans modifier leurs formes, ils produisent de l'amidon (*a*). Les vacuoles, d'abord nombreuses et mitochondriformes (1), se gonflent (2) et se fusionnent en une seule grosse vacuole (3). En dehors de ces éléments, on distingue, dans le cytoplasme, de petits grains lipoïdiques (Gl. : microsomes des auteurs) (d'après GUILLIERMOND, 1930).

vacuoles doivent être considérées comme des formations paraplasmiques.

Les vacuoles ont un rôle très important, non seulement dans les phénomènes osmotiques de la cellule et dans l'imbibition du cytoplasme, mais encore comme lieu d'accumulation de la plupart des produits de sécrétion de la cellule.

Les granulations lipoïdiques (microsomes). — En dehors du chondriome, on observe toujours, dans le cytoplasme, de petites granulations lipoïdiques osmioréductrices qui se distinguent facilement des chondriosomes par leur forte réfringence, leur forme toujours ronde et le fait qu'elles ne se colorent pas par les techniques mitochondriales : ce sont les éléments les plus faciles à observer dans les cellules vivantes, grâce à leur réfringence très accusée. Ces granulations, qui correspondent aux microsomes des auteurs, sont en nombre plus ou moins considérable dans les cellules. Elles représentent des formations paraplasmiques de significations diverses, selon les cas, produits de réserve ou produits résultant d'une séparation des lipides du complexe lipoprotéique qui constitue le cytoplasme. Le schéma (fig. 215) que nous donnons ici résume ces données qui nous paraissent essentielles pour l'étude du métabolisme cellulaire.

Autres constituants figurés. — Le cytoplasma, les noyaux, les chondriosomes, les vacuoles sont des constituants morphologiques essentiels du protoplasma ; ils existent dans toute cellule, animale ou végétale, à toutes les phases de son évolution; les granulations lipoïdiques, sans être absolument constantes, comme les éléments précédents, sont partie intégrante de la plupart des protoplasmas. Mais ce ne sont pas là les seuls éléments figurés susceptibles d'être rencontrés dans le protoplasma. Dans certains groupes, plus ou moins vastes, d'êtres vivants, le protoplasma élabore, en relation avec les particularités que présente son fonctionnement chez ces organismes, des corps figurés distincts de tous ceux dont on vient de résumer les caractères. Dans le Règne végétal, par exemple, le protoplasma élabore à sa périphérie, les parois complexes, étudiées dans le Chapitre VII, et dont l'équivalent n'existe guère chez les Animaux. Chez les Végétaux inférieurs et chez les Animaux, toute cellule comprend, au moins pendant la durée des mitoses, un appareil centrosomien dont les Végétaux supérieurs sont absolument dépourvus. Dans les cellules flagellées, cet appareil centrosomien présente des différenciations remarquables, en rapport avec le mouvement, différenciations inexistantes dans les cellules immobiles. Toutes ces formations, sans être générales, sont communes à des groupes assez étendus. L'étude des produits du métabolisme protoplasmique (Chapitre XII) montrera quels sont les autres éléments figurés (cristaux, cristalloïdes, etc...) existant dans le protoplasma des représentants de tels ou tels groupes systématiques plus ou moins importants.

CHAPITRE IX

CONSTITUTION PHYSICO-CHIMIQUE DU PROTOPLASMA

On étudiera successivement la *constitution chimique*, puis la *constitution physique* du protoplasma.

CONSTITUTION CHIMIQUE DU PROTOPLASMA

Il importe d'insiter tout d'abord sur l'exceptionnelle difficulté que présente l'étude de la constitution chimique du protoplasme. Du point de vue chimique, en effet, le protoplasme apparaît comme une matière d'une extraordinaire complexité. Les protéides, qui en constituent l'élément essentiel, sont les produits les plus compliqués que l'on connaisse et leur molécule ne peut être étudiée qu'en lui faisant subir une série de dédoublements ; on la reconstitue ensuite par le moyen d'hypothèses plus ou moins fondées. En outre, les protéides sont toujours unis dans le protoplasma à d'autres constituants par des combinaisons plus ou moins stables dont il est impossible de connaître l'arrangement : tel est le cas, par exemple, des lipides qui sont également un des constituants les plus importants du protoplasme et qui forment avec les protéides des complexes dont on ignore la nature. Pour étudier la constitution de la matière vivante, il faut donc l'analyser et l'on ne peut procéder à l'analyse du protoplasme sans le détruire ; on en est ainsi réduit à ne travailler que sur des cadavres. Comme l'a écrit M. Berthelot, « Pour connaître réellement la nature des êtres, il ne suffit pas de les détruire, il faut pouvoir les composer ». Or la synthèse du protoplasme n'a jamais été réalisée : il n'a même pas été possible, jusqu'ici, de faire la synthèse de protéides de complexité moyenne et l'on connaît une foule de produits organiques tels que l'amidon, la cellulose, etc... dont la synthèse n'a pu encore être obtenue.

D'autre part, les renseignements fournis par les recherches des biochimistes concernent tous les tissus pris en bloc ; elles ne nous font connaître que la composition globale du contenu cellulaire, mais ne nous permettent pas de distinguer les constituants du protoplasme des produits de son élaboration et, à plus forte raison, ne nous donnent pas la moindre idée de la cons-

titution chimique particulière des différents éléments morphologiques de la cellule, en particulier du noyau, des chondriosomes et du cytoplasme. Pour avoir quelques renseignements sur ce sujet, on est obligé de procéder par la méthode histochimique. Il existe un certain nombre de réactifs chimiques susceptibles de produire, sous le microscope, des réactions caractéristiques qui nous fournissent, à ce point de vue, quelques indications. C'est ainsi qu'il est facile de reconnaître la nature lipidique de certaines granulations du cytoplasme et de caractériser de nombreux produits, tels que l'amidon, les essences, la cellulose, les protéides, les composés phénoliques, les alcaloïdes. Diverses méthodes ont permis de localiser dans la cellule les oxydases et les peroxydases. On a pu obtenir quelques renseignements sur la constitution chimique du noyau et des chondriosomes. Mais les renseignements que nous apporte l'histochimie ne permettent que de nous faire une idée approximative et très incomplète de la constitution chimique de tel ou tel élément morphologique. L'histochimie est certainement une discipline très utile, qui permet aux cytologistes de caractériser divers éléments figurés de la cellule, par des moyens grossiers, mais sans nous fournir d'indications suffisamment précises sur leur constitution chimique. Il y a tout lieu d'espérer qu'elle se perfectionnera dans l'avenir, mais pour l'instant elle n'est encore qu'à l'état embryonnaire.

Toutes ces réserves faites, on étudiera successivement les résultats obtenus par *l'analyse élémentaire*, puis par *l'analyse immédiate* du protoplasma.

Analyse élémentaire

L'analyse chimique élémentaire des Végétaux a, depuis longtemps, permis de reconnaître la présence, dans les Végétaux, d'un grand nombre de corps simples qui sont les suivants : hydrogène, fluor, chlore, brome, iode, soufre, azote, phosphore, arsenic, antimoine, carbone, bore, silicium, bismuth, sodium, potassium, calcium, baryum, strontium, rubidium, cesium, lithium, aluminium, manganèse, zinc, cuivre, fer, molybdène, magnésium, titane, tungstène, glucinium, germanium, vanadium, gallium, étain, plomb, argent, or. Mais ces corps ne se rencontrent pas dans toutes les plantes ; il en est, d'ailleurs, que l'on ne trouve qu'à l'état de traces. D'autres, au contraire, sont présents dans tous les Végétaux : ce sont, d'après leur ordre d'importance, le carbone, l'hydrogène, l'oxygène, l'azote, le soufre, le phosphore, le chlore, le silicium, le potassium, le sodium, le calcium, le magnésium, le fer, et le manganèse, c'est-à-dire 14 en tout. On doit admettre que, parmi les nombreux corps simples décelés par l'analyse des cendres de Végétaux les plus divers, beaucoup ne font pas partie des constituants normaux du protoplasme et ne se trouvent dans les cendres que parce que la plante les a rencontrés dans le sol où elle vivait. Par conséquent, il n'y a lieu de tenir compte que des 14 corps simples dont la présence est constante dans tous les Végétaux. L'analyse microchimique a permis de déceler la plupart de ces éléments dans les cellules.

Les travaux effectués par la méthode synthétique, ont donné des résultats plus certains. Cette méthode, inaugurée par KNOP, RAULIN, DETMER, etc..., consiste à obtenir, par tâtonnements, un milieu synthétique renfermant, à l'état de corps chimiquement déterminés, tous les éléments nécessaires à la plante et où celle-ci acquiert son développement maximum, puis à retrancher successivement, un à un, tous les éléments de ce milieu, en pesant chaque fois la récolte, de manière à s'assurer de leur utilité respective. Elle a permis de constater que, d'une manière générale, 10 corps simples seulement semblent nécessaires à toutes les plantes et rentrent, par conséquent, dans leur constitution : ce sont le carbone, l'hydrogène, l'oxygène, l'azote, le soufre, le phosphore, le calcium, le fer, le magnésium et le potassium. On a souvent désigné ces corps simples sous le nom d'*éléments biogénétiques*. Il semble que d'autres corps simples soient utiles à très petites doses, mais seulement comme excitants de la croissance ou comme catalyseurs : ce sont le zinc, le manganèse, le bore et peut-être le silicium, l'aluminium, le fluor et l'iode.

Analyse immédiate

L'analyse immédiate a permis de retirer du protoplasme un certain nombre de substances définies. Les unes sont des substances protéiques. Les autres des substances hydrocarbonées (lipides et glucides) et enfin un certain nombre de substances minérales, dont l'eau.

Voici le résultat d'une analyse effectuée par LEPESCHKINE dans le plasmode de *Fuligo varians*.

Eau : 82,6 %.

Substance sèche : 17,4 %	Substances solubles dans l'eau : 40,7 %	*Protides* : (protéides solubles, amines, purines, asparagine, etc.)		26,5
		Glucides		14,2
	Substances insolubles dans l'eau : 59,3 %	*Protides* (*protéides*)		42,3
		Nucléoprotéides	33,3	
		Acides nucléiques	2,5	
		Albumines	2,2	
		Globulines	0,5	
		Lipoprotéides	4,8	
		Lipides		11,3
		Graisses neutres	6,8	
		Phytostérols	3,2	
		Lipides complexes	1,3	
		Sels minéraux		2,2
		Divers		3,5

On constate donc la prédominance des protéides (32,3 %) et des lipides (16,1 %). Ces derniers sont cependant en moindre quantité que les protéides,

contrairement à ce que l'on a obtenu par analyse des tissus animaux, où l'on a trouvé approximativement, dans 100 gr. de protoplasme, 70 d'eau, 15 de corps gras, et 15 de corps protéiques.

Il nous reste à examiner successivement ces diverses substances obtenues par l'analyse immédiate.

a) **Matières protéiques.** — Les matières protéiques sont les plus compliquées des composés organiques. Toutes contiennent dans leurs molécules du carbone, de l'hydrogène, de l'oxygène, de l'azote et du soufre, auxquels viennent s'ajouter, pour certaines d'entre elles, du phosphore et, parfois, divers autres éléments.

Les molécules protéiques ont une structure très complexe ; elles renferment un nombre considérable d'atomes. D'anciennes évaluations avaient amené à conclure que le poids moléculaire de ces substances devait être compris entre 6.000 et 32.000. Des déterminations plus récentes d'Adair font considérer le chiffre de 66.000 comme plus vraisemblable.

Cette grosse molécule de protéide est très imparfaitement connue. Comme nous l'avons déjà dit, on ne fait qu'entrevoir son organisation et, pour avoir une certitude sur sa constitution, il faudrait la reproduire par synthèse, ce qui, jusqu'ici, n'a jamais pu être réalisé.

On a pu étudier la composition des protéides par des méthodes analytiques consistant à réaliser la désagrégation de la molécule protéique. Celles-ci, inaugurées par Schutzenberger, ont été beaucoup perfectionnées par Kossel qui a utilisé pour cela l'acide sulfurique à 25 %, bouillant ; la fragmentation par ce dernier procédé permet d'obtenir l'hydrolyse de la molécule protéique. On a pu constater que la plus grande partie des fragments ainsi obtenus appartiennent au groupe des aminoacides ou acides aminés, que l'on retrouve, d'ailleurs, au cours des processus de dédoublement des protéides, sous l'influence des diastases protéolytiques. La molécule des protéides peut donc être considérée comme essentiellement constituée par la soudure d'un grand nombre de molécules d'acides aminés. Les acides aminés qui entrent dans la constitution des protéides sont caractérisés par la présence d'un ou deux groupements acides COOH et d'un ou deux groupements basiques NH^2 selon la forme suivante :

$$\text{Radical.} - CH\begin{cases} COOH \text{ (acide)} \\ N\,H^2 \text{ (amine)} \end{cases}$$

Les constituants des protéides, les pierres de l'édifice, sont donc les acides aminés. Ceux-ci se combinent par 2, 3, 4,... molécules ; le groupement acide d'une molécule d'acide aminé s'unit au groupement basique d'une autre molécule, la soudure se produisant avec élimination d'eau. Le produit résultant de ces molécules d'aminoacides porte le nom de *peptides* et, selon le nombre des molécules d'aminoacides soudées l'une à l'autre, on a des *dipeptides*, *tripeptides*, *polypeptides*. Ce mode d'enchaînement des acides animés entre eux a reçu le nom d'*enchaînement peptidique*. Les analyses

de E. Fischer et Kossel ont montré que les combinaisons multiples d'environ 18 acides aminés mènent à l'édification de la grosse molécule protéique.

On admet actuellement, à la suite des travaux de Fischer et Abderhalden, que ce processus de soudure n'est cependant pas le seul qui entre en jeu dans la construction de l'édifice moléculaire des protéides. La présence, dans les produits d'hydrolyse des protéides, de corps appartenant au groupe des dicétopipérazines, laisse supposer l'existence d'un autre mode de groupement des petites molécules azotées, le groupement dicétopipérazique.

On classe les protéides, d'après leur constitution chimique et certaines de leurs propriétés, en deux groupes : les *holoprotéides* et les *hétéroprotéides*.

Les holoprotéides sont constitués seulement par la combinaison d'acides aminés et leur hydrolyse ne donne que des acides aminés ou leurs dérivés.

Les hétéroprotéides ont une constitution beaucoup plus complexe : ils donnent, par hydrolyse, non seulement des acides aminés, mais d'autres corps appartenant à des groupes organiques divers. On les divise en *nucléoprotéides*, *phosphoprotéides* et *glycoprotéides*.

Les nucléoprotéides peuvent être considérés comme résultant de la combinaison d'un holoprotéide simple avec la nucléine, qui est elle-même une combinaison d'holoprotéides avec un acide nucléique. Les acides nucléiques sont des éthers de l'acide phosphorique contenant, à côté de cet acide, un sucre représenté chez les Végétaux soit par un hexose, soit par un pentose (ribose) ainsi que des bases organiques de la série purique (guanine, hypoxanthine, adénine) et de la série pyrimidique (cytosine).

Les phosphoprotéides sont des protéides qui, comme les nucléoprotéides, donnent, par hydrolyse, des acides aminés et des corps phosphorés ; mais ces derniers ne sont pas des acides nucléiques. Quant aux glycoprotéides, ils se décomposent, par hydrolyse, en protéides et en sucre. Ces deux dernières catégories d'hétéroprotéides sont d'ailleurs encore très mal connues.

On trouve toujours des holoprotéides dans le protoplasme, mais ceux-ci ne paraissent rentrer que pour une faible part dans la constitution de la matière vivante, ils représentent le plus souvent des produits du métabolisme cellulaire ; ils sont surtout localisés dans les vacuoles où ils constituent des produits de réserve (aleurone). La plus grande partie des protéides de la matière vivante semble appartenir aux hétéroprotéides et, parmi eux, ce sont les nucléoprotéides qui dominent. Les nucléoprotéides ne paraissent pas être localisés exclusivement dans le noyau, contrairement à une opinion souvent admise, mais on en trouve aussi dans le cytoplasme (1).

1. Dès 1883, Reinke et Rodewald, étudiant la composition chimique du plasmode de *Fuligo septica*, admettaient qu'il est en grande partie constitué d'un protéide phosphoré, la *plastine*, vraisemblablement formée par l'union d'une nucléine et d'un protéide. De tels résultats, assignant au cytoplasme une constitution nucléoprotéique, ont été ensuite souvent vérifiés, sur des objets très différents. En 1892, Halliburton constatait que le nucléoprotéide extrait par lui du rein était en trop grande quantité pour correspondre aux seuls noyaux ; il en concluait catégoriquement que ce protéide provenait surtout du « protoplasma cellulaire » ; puis, en 1895, Halliburton isolait un autre nucléoprotéide des globules rouges sans noyau du sang des Mammifères. Ces analyses, et bien d'autres publiées ensuite, celle de Lepeschkine, par exemple, indiquent nettement, semble-t-il, que les protéides cytoplasmiques sont des nucléoprotéides.

Toutefois, on admet qu'il y a une différence entre les nucléoprotéides du cytoplasme et celles du noyau. Dans les nucléoprotéides cytoplasmiques, l'acide nucléique serait complètement saturé par la base protéique, tandis que dans les nucléoprotéides nucléaires, la saturation ne serait pas complète; il resterait de l'acide nucléique à l'état de liberté. La colorabilité du noyau par les colorants basiques serait due, précisément, à cet acide nucléique libre qui se fixerait à ceux-ci. Ainsi s'expliquerait que les nucléoprotéides nucléaires sont basophiles, tandis que les nucléoprotéides cytoplasmiques sont acidophiles (cf. p. 243).

Matières lipidiques. — Les lipides comprennent des corps de constitutions très variées qui se rattachent, par un ensemble de propriétés communes, entre autres leur solubilité dans l'éther, le chloroforme et la benzine et par un ensemble de caractères histochimiques.

Les lipides contenus dans le protoplasme peuvent être divisés en plusieurs groupes : les *lipides ternaires* et les *lipides complexes*.

1° Les *lipides ternaires* comprennent, d'une part, les *glycérides* ou *graisses* proprement dites, qui sont des éthers du glycérol et d'un acide gras, chacune des trois fonctions alcooliques du glycérol étant éthérifiée par une molécule d'acide gras; de l'autre, les *stérides*, comprenant les *phytostérols*, corps très voisins des *cholestérols* des Animaux et qui sont des alcools de poids moléculaire élevé, pouvant être éthérifiés par des acides gras (1).

2° Les *lipides complexes* qui se subdivisent en *phospholipides* et *phospho-aminolipides*. Au groupe des phospholipides appartiennent les *phytines*, éthers résultant de la combinaison d'un alcool, l'inositol, avec l'acide phosphorique. Les phospho-aminolipides sont représentés par les *lécithines* qui sont, comme les glycérides, des éthers du glycérol, mais des éthers azotés et phosphorés, dans lesquels deux groupements alcool du glycérol sont combinés chacun à une molécule d'acide gras, le troisième étant uni à une molécule d'acide phosphorique, soudée elle-même à la choline ou, parfois, à la bétaïne, corps possédant à la fois le fonction alcool et la fonction amine.

Les stérides et les lécithines se rapprochent des glycérides par un certain nombre de caractères, notamment par leur solubilité dans les solvants des graisses et leurs réactions histochimiques (propriétés osmioréductrices, coloration par le Soudan, etc...). Les cytologistes les désignent souvent sous le nom de *lipoïdes* (2). Ils offrent un certain nombre de propriétés physiques communes : ce sont des substances onctueuses ou cireuses, au toucher gras. Ils ont un indice de réfraction généralement élevé et sont, en outre, biré-

1. Il y a lieu de signaler aussi la présence, dans les Végétaux, d'une autre catégorie de lipides ternaires, les *cérides* ou *cires* ; mais ces derniers sont, en règle générale, localisés dans la membrane (Cf. p. 372), sauf dans un cas particulier observé par Buscalioni et Rulha (cf. p. 644).

2. Les termes lipoïde et lipoïdique, d'après la terminologie actuelle ne correspondent pas à la définition chimique d'une substance, mais expriment seulement les propriétés physiques qu'elle présente.

fringents comme les corps cristallins. Leurs molécules sont, en effet, disposées comme celles des cristaux, suivant des intervalles égaux pour toutes les directions parallèles et différents, en général, pour toutes les autres directions. Cependant, ces corps n'offrent jamais de formes cristallines et ne présentent pas de plans de réflexion des rayons X. Ce sont donc des corps qui ne sont ni amorphes, ni vraiment cristallisés ; ils sont, selon le terme créé par FRIEDEL, à l'état *mésomorphe*. On les désigne, parfois, sous le nom de cristaux liquides.

Comme les graisses ou glycérides, les autres lipides sont insolubles dans l'eau, mais ils se distinguent des glycérides par le fait qu'ils sont remarquablement hydrophiles. Si l'on dispose une parcelle de lécithine, au contact d'une goutte d'eau, on voit apparaître, sur toute la surface mouillée du lipoïde, des protubérances qui s'accroissent dans l'eau, s'y allongent en filaments, puis se replient en masses ou en haltères et finissent par se transformer en boules. Ces formations, appelées *figures myéliniques*, sont biréfringentes et les boules présentent le phénomène de la croix noire, caractéristique des sphérocristaux, c'est-à-dire des corps dont les molécules sont juxtaposées avec la même orientation et le même intervalle, en couches formant autant d'enveloppes régulièrement concentriques autour d'un axe commun.

Les lipides sont, avec les protéides, les constituants les plus importants du contenu cellulaire : l'analyse des tissus animaux et végétaux en révèle une grande proportion, de 15 à 25 % du protoplasme. Ils semblent uniquement localisés dans le cytoplasme, car on n'en a pas signalé jusqu'ici dans le noyau.

Une portion importante de ces lipides représentent des produits de réserve qui s'accumulent, à certaines périodes de la vie des cellules, pour être consommés ensuite. Tel est le cas de la plupart des glycérides et, peut-être aussi, de certaines lécithines. On trouve également, dans les vacuoles, des stérides, produits du métabolisme dont on ignore encore le rôle.

Mais, les travaux de A. MAYER et SCHAEFFER ont démontré que, dans les cellules animales, une notable partie de ces lipides représentent un constituant essentiel du cytoplasme. Nous verrons, plus loin, qu'en effet, le cytoplasme d'un organisme en inanition et dont les réserves lipidiques sont épuisées, contient toujours une quantité assez considérable de lipides, quantité variable avec l'espèce, le tissu ou l'organe, mais toujours la même pour un tissu ou un organe déterminé. Ces lipides sont donc partie intégrante de la matière vivante.

Ces lipides sont, parfois, à l'état figuré (globules réfringents) ; d'autres, unis à des protéides, sont représentés par les chondriosomes ; mais il semble qu'une notable proportion d'entre eux soit associée aux protéides, dans le cytoplasme, sous forme de complexes lipoprotéiques. Ces lipides sont difficiles à déceler, car ils sont combinés aux protéides et par conséquent invisibles ; ils constituent ce qu'on appelle les *lipides masqués*. Leur existence peut être démontrée, d'une part, par l'analyse histochimique de certains tissus et, d'autre part, par l'analyse macrochimique. C'est ainsi

que l'analyse macrochimique a permis de déceler de notables quantités de lipides dans des tissus qui ne présentent pas de lipides à l'état figuré et dans lesquels les méthodes histochimiques ordinaires n'en révèlent aucune trace. Parmi ces lipides masqués, il en est, cependant, qui sont unis aux protéides, d'une manière instable, par combinaison chimique fragile ou simple adhérence physique, et qui peuvent être décelés par des méthodes histochimiques spéciales, permettant de les isoler de leur combinaison, autrement dit de les démasquer. Mais d'autres sont unis, d'une manière très intime, aux protéides, sous forme de combinaisons chimiques stables; ceux-ci ne peuvent être mis en évidence qu'à la condition de détruire, par hydrolyse chimique ou digestion, les matières protéiques avec lesquelles ils sont unis; l'analyse macrochimique permet donc, seule, de démontrer leur présence.

Il semble bien qu'il en soit de même dans les cellules végétales, au moins pour les glycérides et surtout les stérides et les lécithines; c'est ainsi qu'on a constaté que tous les tissus riches en protéides le sont également en lécithines. Il est probable également que les lécithines se trouvent parmi les constituants chimiques des chondriosomes et des plastes et certains auteurs, ayant constaté un rapport fixe entre la teneur des tissus en lécithines et en chlorophylle, admettent que ce pigment existerait, dans les chloroplastes, à l'état de combinaison avec les lécithines sous forme de *chlorolécithines*.

Nous avons vu que certaines conditions semblent pouvoir provoquer la séparation d'une partie de ces lipides unis aux protéides sous forme de complexes instables et que beaucoup des granulations lipidiques que l'on rencontre dans le cytoplasme ou dans les plastes ne seraient autre chose que le résultat d'un démasquage des lipides : ce phénomène paraît s'accentuer pendant la dégénérescence cellulaire, provoquant ce qu'on appelle la *dégénérescence graisseuse* (*lipophanérose*). Ajoutons que Dujardin avait observé que le cytoplasme de certains Infusoires, lorsque la cuticule entourant le corps cellulaire est lésée, forme aussitôt, au contact de l'eau, des gouttelettes qu'il appela *boules sarcodiques*. Maggi, qui reprit ensuite l'étude des boules sarcodiques, a admis que celles-ci correspondent aux figures que l'on observe lorsque la myéline, lipide complexe formant la couche périphérique de l'axone des Animaux supérieurs, entre en contact avec de l'eau : il se forme alors, en effet, à la surface de la myéline, des protubérances filamenteuses, dont l'extrémité finit par se renfler en massue. Kolsch distingue deux sortes de boules sarcodiques ou figures myéliniques : les unes seraient formées, au moment de la désintégration du cytoplasme, par des combinaisons d'acides gras et d'amines, il les appelle figures *paramyéliniques* ; les autres correspondraient à de véritables figures *myéliniques*. Beaucoup de cytologistes ont retrouvé ces figures (Albrecht, Schneider, Prowazek, Fauré-Fremiet, etc.), et les ont attribuées à la présence de matières lipidiques dans le cytoplasme. Ces mêmes figures ont été observées dans les cellules végétales placées dans des conditions anormales (solutions hypo- ou hypertonique). Pour Guilliermond, ces figures, que nous décrirons plus tard, sont tout à fait semblables aux figures myéli-

niques, mais elles en diffèrent par le fait qu'elles ne sont pas osmioréductrices. Peut-être y a-t-il lieu de penser que toutes ces figures sont le résultat d'une séparation des lipides du complexe lipoprotéique qui constitue le cytoplasme.

Produits divers et matières minérales. — Nous avons vu que l'analyse immédiate révèle dans le protoplasme, mais en moindre quantité, d'autres produits variés : protides (acides aminés, amides, peptides) et glucides, qui sont des produits de métabolisme cellulaire (dont il ne sera, par conséquent, pas question ici) et, surtout, des matières minérales, parmi lesquelles nous signalerons spécialement le potassium, le magnésium et le fer.

Ces matières minérales semblent jouer un rôle très important dans les manifestations vitales du protoplasme. Elles peuvent être à l'état d'ions ou de molécules, ou bien fixées, par adsorption, aux matières protéiques et entrer dans le complexe lipoprotéique qui constitue le cytoplasme.

Eau. — L'eau est un constituant important du protoplasme. Tout protoplasme renferme, en effet, de l'eau interposée entre ses micelles. Cette eau est indispensable pour les manifestations des phénomènes vitaux, ceux-ci ne pouvant se produire que si le protoplasme est à l'état semi-fluide.

L'hydratation de la matière vivante varie suivant l'âge, c'est-à-dire suivant l'état physiologique, des cellules et, aussi, dans certaines plantes, suivant les conditions du milieu.

D'une manière générale, au cours de la vie d'une plante, le maximum d'hydratation et le maximum d'activité physiologique coïncident. Nous avons déjà insisté sur les différences qui existent dans la viscosité du cytoplasme, selon l'âge des cellules. La teneur en eau du protoplasme varie de 80 à 900 % de poids sec. On a constaté, par exemple, qu'un tubercule de Carotte contient 570 % d'eau, qu'une feuille d'Epinard en renferme 900 %, une plantule de Haricot de 1 mois 730 %, une Bactérie de 250 à 225 %; mais, à la fin de la période active de la végétation, la teneur en eau diminue chez toutes les plantes jusqu'à devenir de l'ordre de 80 à 100 %.

On peut enlever une partie de cette eau, mais alors on diminue l'activité vitale ; si on la supprime à peu près complètement, le protoplasme peut, dans certains cas, ne pas mourir, mais alors il passe à l'état de *vie ralentie* qu'on appelle *anhydrobiose*. C'est ce qui se produit normalement dans les spores des Bactéries et des Champignons, ainsi que dans les graines des Phanérogames qui, pendant leur maturation, se déshydratent de façon à ne plus contenir que 10 à 18 % d'eau, parfois même, comme dans certaines graines oléagineuses de 5 à 6 % ; elles passent alors à l'état de *vie ralentie*, que nous étudierons plus loin et pendant lequel toute manifestation vitale semble suspendue.

CONSTITUTION PHYSIQUE DU PROTOPLASME

Nous avons vu, dans les chapitres précédents, que, contrairement à ce qu'avaient cru d'abord les cytologistes, le cytoplasme, observé sur le vivant, dans de bonnes conditions, se présente toujours comme une substance translucide et absolument homogène, sans aucune structure. Nous avons dit, d'autre part, que l'emploi de l'ultramicroscope et les recherches de A. Mayer et Schaeffer avaient permis de démontrer la constitution colloïdale du protoplasme et qu'actuellement la structure attribuée au noyau quiescent a été elle-même contestée par certains auteurs, étant donné que cet organe est, lui aussi, à l'état colloïdal. Il nous faut maintenant étudier de plus près la constitution physico-chimique du protoplasme.

Données générales sur les colloïdes

Caractères généraux des colloïdes.

La notion de colloïdes est due au savant anglais Graham (1855), qui, étudiant, après Dutrochet, les lois de l'osmose, a montré qu'au point de vue de la diffusion, tous les corps peuvent être divisés en deux classes : les *cristalloïdes* et les *colloïdes*. Les cristalloïdes comprennent des substances, comme le sel marin, le sucre, etc... qui, en solution, sont capables de dialyser et qui ont généralement, en outre, la propriété de cristalliser, lorsqu'on sature la solution. Les colloïdes sont, au contraire, des substances, comme la gélatine, dont les solutions ne dialysent pas ou très difficilement, et qui, par concentration, fournissent des gelées capables de se solidifier, généralement en masse cornée, analogue à de la colle séchée (d'où le nom de colloïdes).

Graham distinguait, pour les colloïdes, deux états : 1° l'état d'agrégat liquide, c'est-à-dire la solution, à laquelle il donna le nom de *sol* et d'*hydrosol* quand le solvant est l'eau ; 2° l'état d'agrégat solide, auquel il réserva celui de *gel* et d'*hydrogel* dans le cas où le solvant est l'eau. Graham opposait ainsi les cristalloïdes et les colloïdes et cette division correspondait dans son esprit à la division entre la matière minérale et la matière organique. Mais cette manière de voir n'a pu être confirmée dans la suite. Les recherches ultérieures ont montré, en effet, que certaines substances minérales ou organiques peuvent revêtir tantôt la forme cristalloïde, tantôt la forme colloïdale, suivant le solvant dans lequel elles se trouvent et que beaucoup de corps solides, métaux, métalloïdes et leurs composés, qui sont insolubles et n'ont aucune tendance à former spontanément des solutions colloïdales, peuvent être amenées, par des moyens artificiels, à l'état colloïdal.

Il y a, d'ailleurs, tous les intermédiaires entre les cristalloïdes et les colloïdes et l'on ne peut séparer les corps en colloïdes et cristalloïdes, mais

seulement opposer leur état colloïdal et cristalloïdal. Toutefois, certains colloïdes organiques (protéides, gélatine, amidon, dextrine, gommes, etc.) restent constamment à l'état colloïdal, même sous forme solide, et, s'il existe une différence essentielle entre les colloïdes protoplasmiques et les colloïdes minéraux, c'est que, précisément, chez les premiers, l'état colloïdal est permanent, tandis que, chez les seconds, il n'est qu'un état spécial : aussi le substratum de la vie est-il toujours colloïdal : les phénomènes vitaux sont essentiellement d'ordre colloïdal.

Les solutions colloïdales présentent des propriétés optiques qui révèlent leur constitution : elles sont, parfois, opalescentes et présentent généralement un phénomène tout à fait caractéristique : si, à l'obscurité, on fait passer un rayon lumineux dans un vase à faces parallèles contenant de l'eau pure ou une solution de cristalloïdes, on ne voit, en se plaçant latéralement, aucune trace de ce faisceau ; mais, si l'on remplace l'eau ou la solution de cristalloïdes par une solution colloïdale, celle-ci laisse apparaître, dans toute l'épaisseur traversée, la trace du faisceau lumineux. Sur tout le trajet du rayon, le liquide s'éclaire d'une manière diffuse, comme l'air d'une nuit de brouillard dans un cône lumineux d'un projecteur. Ce phénomène, connu sous le nom de *phénomène* de Tyndall, est dû à l'hétérogénéité de la solution : celle-ci est constituée par une suspension de particules et la lumière reçue par chacune des particules en suspension est partiellement diffractée dans toutes les directions, ce qui permet de l'apercevoir alors même que l'œil est en dehors du rayon lumineux.

L'ultramicroscope, inventé en 1903 par Siedentopf et Zsygmondy, a permis d'observer le phénomène de Tyndall, sous le microscope, en faisant passer un très fin pinceau lumineux traversant une solution colloïdale devant l'objectif, perpendiculairement à l'axe de cet instrument. Les solutions colloïdales apparaissent alors comme constituées par de nombreux points lumineux agités de mouvements qui ne leur sont pas propres, mais qui sont dus à leur bombardement par les molécules du solvant, qui révèlent par conséquent l'agitation moléculaire, et qu'on appelle *mouvements browniens.*

L'ultramicroscope a donc réalisé un très grand progrès dans l'étude des colloïdes qui est devenue maintenant un des chapitres les plus importants de la Chimie physique et a permis de démontrer que les colloïdes sont des substances qui, au contact d'un liquide, de l'eau, par exemple, donnent des solutions qui, à l'œil nu ou au microscope ordinaire, peuvent paraître homogènes, mais qui, en réalité, sont constituées par une suspension de particules. On donne à ces particules le nom de *micelles*, créé par Naegeli, qui avait supposé leur existence avant qu'on ait pu les mettre en évidence. Les micelles représentent des agglomérats de molécules.

Une solution colloïdale ou *sol* est donc une *pseudosolution* comportant deux éléments ou *phases* : une *phase dispersée* ou *discontinue*, formée par les micelles, et une phase de *dispersion*, ou *phase continue*, ou *milieu intermicellaire*, qui est le solvant. Les micelles les plus grosses ont de 1 à 100 μμ

(millionème de millimètre). C'est de la grosseur des micelles qui les constituent que dépendent les propriétés des solutions colloïdales, notamment leur faible pression osmotique et le fait que celles-ci ne peuvent traverser les membranes, du moins celles dont les pores sont trop serrés ; il y a, d'ailleurs, à ce point de vue tous les intermédiaires entre les véritables solutions et les solutions colloïdales. Une des propriétés essentielles des colloïdes, qui dépend aussi de leur constitution micellaire, est l'*adsorption* : on désigne ainsi le pouvoir qu'ont des particules quelconques de condenser à leur surface des molécules ou des ions libres, dans le milieu où elles sont placées. Les micelles qui constituent les solutions colloïdales présentent des surfaces libres énormes et l'on comprend que l'adsorption soit particulièrement intense dans ces solutions.

Les micelles ont une charge électrique positive ou négative, selon les cas, qui se manifeste par leur déplacement dans un champ électrique. Si, dans une goutte d'une solution colloïdale examinée à l'ultramicroscope, on établit un champ électrique (entre une électrode positive et une électrode négative, aux deux pôles opposés de la préparation), on voit les micelles se diriger vers l'anode, si elles sont chargées négativement, ou vers la cathode, si elles sont chargées positivement. C'est le phénomène désigné sous le nom de *cataphorèse* qui permet de reconnaître quelle est la charge électrique des solutions colloïdales. Les colloïdes peuvent donc être divisés, suivant le sens de leur transport, dans un champ électrique, en deux groupes : les *colloïdes électronégatifs* et les *colloïdes électropositifs*.

C'est la charge électrique que possède chaque micelle, ainsi que le mouvement brownien dont elle est le siège, qui empêche les micelles de subir l'action de la pesanteur et détermine la stabilité de la pseudosolution.

Cette charge électrique paraît due, pour un grand nombre de colloïdes, non seulement à l'électrisation de contact de Jean Perrin, mais encore au fait que les molécules ont fixé, par adsorption, sur leur couche périgranulaire, les ions H + ou OH — présents dans le milieu où elles se trouvent ; dans d'autres cas, cependant, elle tient, comme nous le verrons, à la nature propre du colloïde.

Tous les colloïdes sont susceptibles de se modifier dans le sens d'une diminution de la dispersion, de se grouper en agrégats de plus en plus gros, pouvant devenir visibles au microscope ordinaire, puis à l'œil nu; c'est le phénomène de la *floculation* ou *précipitation*. Ce phénomène est capable d'amener l'état d'agrégat solide du colloïde (gel de Graham), par suite de la réunion les unes aux autres des micelles, qui forment ainsi une masse solide ou précipité, se séparant du solvant dans lequel elles étaient dispersées. Cette précipitation peut être obtenue, selon la charge négative ou positive des micelles, par l'introduction dans la solution d'un électrolyte ou d'un colloïde de signe contraire, qui amènent la décharge des micelles : celles-ci déchargées sont alors le jeu de forces de cohésion : elles se rapprochent et se soudent les unes aux autres. La précipitation peut être obtenue aussi par déshydratation des micelles.

Colloïdes protéiques

Liaison avec l'eau et pouvoir d'imbibition. — On divise généralement les colloïdes en deux classes tout à fait différentes: 1° les *colloïdes hydrophobes*, *instables* ou *suspensoïdes*, dans lesquels la phase dispersée est solide et n'a tout au plus qu'une faible liaison avec le solvant (solution de métaux ou d'oxydes préparés par des moyens artificiels, par exemple) ; ceux-ci sont très instables et floculent en présence d'une faible quantité d'électrolytes ; 2° les *colloïdes hydrophiles* ou *stables* ou *émulsoïdes*, caractérisés par l'existence d'affinités et de liaisons entre leurs micelles et le solvant. Cette affinité explique leur tendance à se mettre en solution, même à de grandes concentrations et le pouvoir d'imbibition, c'est-à-dire d'absorption de l'eau, qui les caractérise. Ces colloïdes sont, en général, plus stables que les précédents et ne floculent qu'en présence d'une grande quantité d'électrolytes. A ces derniers, appartiennent tous les colloïdes organiques, notamment les protéides ; ce sont donc les seuls qui nous intéressent ici.

Nature de la charge électrique. — L'introduction récente en biologie de la notion du pH, dont nous parlerons plus loin, a permis de réaliser, dans ces dernières années, de très grands progrès dans la connaissance physico-chimique des protéides. Elle a démontré, à la suite des travaux de Michaelis, de Procter, de Wilson et, surtout, de J. Lœb, que, conformément à une hypothèse depuis longtemps déjà formulée, les protéides appartiennent à une classe particulière de colloïdes appelés *électrolytiques* qui se comportent à la manière des électrolytes ionisables et dont les micelles, qui semblent correspondre à des molécules énormes, s'ionisent pour constituer de véritables ions micellaires ou ions protéiques, ayant une charge électrique analogue à celle qui résulte de la dissociation des valences d'un électrolyte ordinaire.

Les protéides correspondent à des électrolytes dits *ampholytes*, c'est-à-dire possédant à la fois des fonctions acides et des fonctions basiques. Nous avons dit, en effet, qu'ils sont constitués par des acides aminés combinés entre eux un grand nombre de fois, de manière à former d'énormes molécules. Or, un acide aminé peut être représenté schématiquement, comme on l'a vu, par la formule suivante :

$$\text{Radical} - \text{C H} \begin{cases} \text{C O O H (fonction acide)} \\ \text{N H}^2 \text{ (fonction basique)} \end{cases}$$

Il y a donc une fonction acide C O O H et une fonction basique NH^2, reste d'ammoniaque ; c'est donc un corps électrolyte dans les deux sens, pouvant par dissociation donner aussi bien un ion H + qu'un ion OH —. Dans le premier cas on aura :

$$\text{R} - \text{CH} \begin{cases} \text{COO} - (\text{H} +) \\ \text{NH}^2 \end{cases}$$

et dans le second, avec entrée en jeu d'une molécule d'eau :

$$R - CH\begin{cases} COOH \\ NH^2.\ H - (OH^-) \end{cases}$$

Lorsque le milieu est acide, la dissociation de la fonction acide est diminuée ou bloquée, en vertu de la loi des masses, tandis que tous les ions OH^- quittent le radical de l'ampholyte, et la fonction basique est ainsi libérée : l'ampholyte se compose alors uniquement de R. H^+ et se comporte à la manière d'un cation. Dans un champ électrique, il se transporte au pôle négatif. Quand, au contraire, le milieu est basique, la dissociation de la fonction basique diminue ou est bloquée, tandis que celle de la fonction acide augmente ; l'ampholyte n'est plus alors constitué que par l'anion R. OH^- : il se comporte comme un anion et se transporte au pôle positif.

Enfin, et cela est très important, pour une certaine réaction intermédiaire entre les deux extrêmes, la dissociation de la valence acide étant égale à la dissociation de la valence basique, l'ampholyte n'est ni un anion, ni un cation : il ne possède plus de charge électrique ; il est électriquement neutre et ne se déplace plus dans un champ électrique. Ce point de transport nul est appelé *point isoélectrique*. Il importe de remarquer que ce point isoélectrique ne correspond généralement pas à la neutralité chimique, mais à un pH particulier (pH isoélectrique, indiqué par le signe pHi).

A leur point isoélectrique, les ampholytes présentent, comme l'a montré J. Lœb, une série de propriétés spéciales : minimum de solubilité, minimum de viscosité et de liaison avec les électrolytes périphériques (c'est-à-dire faculté minima de combinaison), minimum de gonflement par l'eau, maximum de rigidité et maximum d'instabilité en solution. Au point isoélectrique, l'ampholyte ayant perdu sa charge, devient donc extrêmement apte à floculer.

Caractère ultramicroscopique des protéides. — Les recherches ultramicroscopiques effectuées par A. Mayer et Schaeffer sur les colloïdes organiques ont, d'autre part, apporté une importante contribution à la connaissance de la constitution physique de ces substances. Elles ont montré qu'à l'ultramicroscope, les solutions de colloïdes organiques se comportent de deux manières différentes.

Les unes, comme les solutions de glycogène, d'albumine dialysée ou de diastases, apparaissent formées par de nombreux points scintillants, agités de mouvements browniens : elles présentent donc les caractères bien connus des hydrosols, notamment des hydrosols minéraux.

Les autres, au contraire, les plus nombreuses, comme le blanc d'œuf, les solutions de gélatine ou de nucléoprotéides, ne montrent aucune micelle visible : le champ microscopique occupé par le liquide est aussi uniformément obscur que celui de l'eau pure. On dit que ces solutions colloïdales sont *optiquement vides*. Elles montrent, en outre, une viscosité assez accusée et, si elles renferment des particules n'étant pas de l'ordre micellaire, celles-ci ne sont pas ou très peu agitées de mouvements browniens. Elles se transportent en masse dans un champ électrique, entraînant

le liquide intermicellaire ; enfin, leur filtration est toujours très difficile, ainsi que la séparation du liquide intermicellaire. Tous ces caractères indiquent donc que, dans ces solutions, les micelles ont, avec le solvant, une forte liaison ; elles sont imbibées par le solvant et forment avec lui une masse homogène.

Sous certaines influences (introduction dans la solution d'un électrolyte ou d'un colloïde de signe contraire à celui des micelles de la solution, amenant la décharge des micelles, ou déshydratation), on peut obtenir la transformation de la solution optiquement vide en hydrosol, par déshydratation de la micelle et apparition de celle-ci sous forme de points lumineux, puis la floculation.Lorsqu'on suit ces processus à l'ultramicroscope, on voit apparaître, dans le champ obscur du microscope, des traînées lumineuses diffuses; c'est le stade appelé, par Mayer et Schaeffer, *phase des nébuleuses non résolubles*. Puis ces traînées lumineuses se résolvent peu à peu en points étincelants, phénomène indiquant la formation d'un hydrosol. Enfin, les minuscules grains lumineux caractéristiques de l'hydrosol finissent par s'agglomérer en masses de plus en plus étendues ; c'est alors la phase des *nébuleuses résolubles*. Ces images, visibles à l'œil nu, sont les petits flocons dont l'apparition dans un liquide colloïdal indique un *phénomène de floculation*. Mais il y a lieu de distinguer, pour les protéides, la *floculation* de la *coagulation*. La floculation est la séparation des micelles du milieu intermicellaire et leur agglomération entre elles en flocons séparés ; elle peut être réversible et le colloïde floculé est susceptible de reprendre son état de solution. La coagulation, qui est une floculation plus intense, c'est-à-dire l'agglomération des micelles, non pas en flocons séparés, mais en un seul bloc, est accompagnée de phénomènes chimiques, d'un anhydrisation interne des molécules protéiques ; elle est irréversible.

Les faits observés par Mayer et Schaeffer ont amené ces auteurs à modifier la nomenclature de Graham. Ces savants conservent le terme d'*hydrosol* pour les solutions qui montrent, à l'ultramicroscope, des micelles sous forme de points brillants animés de mouvements browniens, terme s'appliquant aussi bien aux solutions colloïdales de glycogène, d'albumine dyalisée ou de diastases qu'aux solutions colloïdales minérales n'ayant aucune liaison avec l'eau ; par contre, ils réservent le nom d'*hydrogel fluide* aux solutions colloïdales optiquement vides (blanc d'œuf, nucléoprotéides), et donnent celui de *gelées* aux solutions dont les micelles sont plus fortement liées au solvant, plus fortement imbibées par lui, offrent une viscosité plus accusée et ne sont pas élastiques, mais rigides. Comme on le voit, le terme d'hydrogel, créé par Graham pour désigner l'état solide du colloïde, se trouve ainsi détourné de son sens originel.

Quelle est maintenant la structure des hydrogels ? On a souvent supposé que, dans les gels, les micelles ne seraient pas indépendantes les unes des autres, mais associées en réseau constituant ainsi une sorte d'éponge dans les mailles de laquelle serait contenue l'eau : l'eau représenterait donc la phase dispersée et le colloïde le milieu de dispersion (Hardy). Pour d'autres auteurs, tels que Bradford, le gel serait formé de micelles très

rapprochées les unes des autres et non visibles par suite de leur peu de différence de réfringence d'avec le milieu intermicellaire (état qu'on a parfois désigné sous le nom d'*isocolloïde*). Ajoutons, enfin, que selon Procter, Wilson, Lœb, et A. Lumière, il n'y aurait pas de différence entre une solution vraie et un gel : ce dernier serait un système homogène de molécules protéiques et de molécules d'eau, et, dans ce gel, la micelle serait la molécule protéique elle même.

Propriétés des colloïdes protoplasmiques. — Le protoplasme est, comme on l'a vu, un système compliqué, constitué par des substances protéiques, des lipides, des glucides et des électrolytes en solution dans l'eau. Les protéides sont en majeure partie des nucléoprotéides dont on connaît encore peu la constitution physique : on sait seulement qu'ils sont insolubles dans l'eau et solubles seulement dans l'eau légèrement alcalinisée, formant alors des hydrogels optiquement vides. Les protéides sont dans le protoplasme à l'état colloïdal, les glucides et les électrolytes sont à l'état de vraie solution, mais il semble probable qu'il existe des combinaisons d'adsorption entre les colloïdes et les cristalloïdes. La part la plus importante revient aux protéides, c'est-à-dire à des colloïdes ampholytes. Ceux-ci sont de nature diverse et doivent former entre eux des complexes qui eux-mêmes sont unis aux lipides sous forme de complexe lipoprotéique. On sait, en effet, que lorsque plusieurs ampholytes se trouvent, simultanément en solution dans un même milieu, ils sont susceptibles de s'associer en complexe, où les uns fonctionnent comme anions, les autres comme cations, mais seulement dans l'intervalle qui sépare leurs points isoélectriques. Les complexes ne sont pas des combinaisons chimiques stables, mais se comportent comme des combinaisons d'équilibre moins stable que les colloïdes qui les constituent. Ils n'ont qu'une existence limitée et, si on les sort de l'intervalle de pH dans lequel ils ont pu naître, ils deviennent instables et égrènent leurs constituants qui deviennent tous des anions ou des cations isolés. Ceci nous montre donc que les propriétés du protoplasme sont dominées par le pH de la cellule et les points isoélectriques de ses constituants.

On a pu déterminer ce point isoélectrique du protoplasma dans quelques cas ; celui-ci, par exemple, se trouve situé dans les limites de 4,3 à 5,7, selon les types de cellules ; il est, par exemple, compris entre 4,4 et 6,0 dans les cellules de la Pomme de terre.

Constitution colloïdale du protoplasma et état physique des divers constituants morphologiques de la cellule

Dès 1904, dans des recherches sur un *Paramœcium*, Greeley admit que le cytoplasme devait être considéré comme une solution colloïdale. Un peu plus tard, Höber (1906), Loeb (1906) et Mann (1906) conclurent également à la nature colloïdale du cytoplasme, mais c'est aux travaux classiques de A. Mayer et Schaeffer (1908) que nous devons la connaissance de l'état colloïdal du cytoplasme. L'étude comparative des colloïdes organiques et des cellules vivantes, à l'ultramicroscope, a permis à ces auteurs

d'établir la constitution physique du cytoplasme dans les cellules animales. Ces savants ont constaté que le cytoplasme ne montre, à l'ultramicroscope, que quelques granulations éclairées qui ne présentent pas de mouvements browniens. Ces granulations ne sont pas de l'ordre micellaire, car elles sont toujours visibles à l'éclairage ordinaire. En dehors de ces granulations, qui appartiennent au paraplasme, le cytoplasme ne montre aucune micelle visible : il ne laisse voir qu'un champ noir ; il apparaît donc *optiquement vide*. Il se trouve donc à l'état d'hydrogel fluide, selon la définition donnée par ces auteurs, comme, d'ailleurs, les solutions de nucléoprotéides. Mayer et Schaeffer considèrent l'hydrogel cytoplasmique comme ayant une réaction légèrement alcaline, c'est-à-dire comme un hydrogel électronégatif. Comme tous les gels alcalins ou négatifs, il se trouble lorsqu'on y fait pénétrer des acides : on voit apparaître d'abord des traînées lumineuses (phase des nébuleuses non résolubles) ; celles-ci se résolvent ensuite en petites granulations, d'abord ultramicroscopiques, puis visibles au microscope ordinaire, qui s'accumulent en réseau, et finalement le cytoplasme tout entier devient lumineux (stade des nébuleuses résolubles). Les alcalis, au contraire, rendent le cytoplasme homogène. Les sels des métaux lourds et, d'une manière générale, toutes les substances employées comme fixateurs, agissent de la même manière que les acides en faisant apparaître, dans le cytoplasme, des granulations lumineuses assemblées en réseau. Il en est de même des déshydratants (alcool, chaleur).

Fauré-Fremiet (1908) a complété ces données par une étude comparative, au fond noir et à l'éclairage ordinaire, de divers Protozoaires (Infusoires et Amœbiens), entre autre de *Strobilidium gyrans*, ainsi que de diverses cellules sexuelles des Métazoaires. Il a constaté que le noyau offre une opalescence plus ou moins marquée, tandis que le cytoplasme est optiquement vide et ne montre que quelques granulations éclairées qui correspondent à des grains visibles en lumière ordinaire et représentent des produits du métabolisme. Quant aux chondriosomes, ils ne réfléchissent pas la lumière et n'apparaissent que comme de petites taches nébuleuses, à peine discernables sur le fond noir du cytoplasme.

Les recherches d'Aggazzotti (1910) sur les globules rouges de *Spelerpes fuscus* et celles de Marinesco (1912) sur les cellules nerveuses du Chien et du Chat confirment ces résultats qui sont actuellement classiques. Ajoutons que les observations vitales faites sur des cultures de tissus par G. Levi (1) et les microdissections réalisées par Chambers ont permis à ces auteurs de confirmer également les résultats de A. Mayer et Schaeffer sur l'état physique du cytoplasme.

Bottazzi (1911), dans un important travail sur la constitution colloïdale du cytoplasme, a proposé de remplacer le terme d'hydrogel fluide, employé par A. Mayer et Schaeffer, par celui de *gliode* (qui évoque la consistance de la glu) pour désigner l'état spécial du cytoplasme qui n'est,

1. Il convient de remarquer que certains cytologistes tels que Chambers ont désigné, sous le nom d'hydrosol, l'état qui correspond à l'hydrogel fluide de Mayer et Schaeffer, ce qui a établi une grande confusion.

en réalité, ni un hydrogel, ni un hydrosol, au sens de Graham. Plus récemment, L. Lapicque a fait remarquer que, dans un gel véritable, les deux phases sont distinctes et que l'on peut faire sortir l'eau par compression, tandis que, au contraire, le cytoplasme ne laisse pas sortir de gouttelettes d'eau par compression, aussi longtemps qu'il vit. Il y aurait donc, dans le cytoplasme, une liaison particulière de l'eau avec complexe lipoprotéique qui distingue son état physique des gels ordinaires. Ainsi Lapicque considère-t-il le cytoplasme comme une phase unique formée par une combinaison de nature encore inconnue et d'une consistance particulière qu'avec Bottazzi, il qualifie de gliode.

Tout récemment, Macheboeuf (1928), par une série de fractionnements effectués en évitant toute action chimique brutale, a pu extraire, du sérum et du plasma de Chevaux, une solution constituée par un mélange de protéides, de phospholipides et de stérides, unis par des liaisons physiques ou chimiques assez puissantes pour modifier profondément les propriétés physiques ou chimiques des divers constituants. Cet auteur a montré que les solutions aqueuses de cette substance présentent l'aspect de gelées visqueuses, profondément limpides, coulant très lentement et possédant une certaine élasticité, qui répondraient en tous points à la définition du gliode de Bottazzi.

Les recherches effectuées, ensuite, dans les cellules végétales, ont donné lieu à des résultats contradictoires.

Gaidukov (1906-1910), à qui l'on doit les premières recherches sur ce sujet, a décrit, dans le cytoplasma des cellules végétales observées au fond noir, des granulations vivement éclairées, et animées de mouvements browniens qui l'ont amené à conclure que le cytoplasma se trouve à l'état d'hydrosol. Quant au noyau, il le décrit comme de structure granuleuse.

Russo (1910-1911), qui a examiné un certain nombre de cellules végétales, arrive à la même conclusion.

R. Price (1914), dans un travail sur les Spirogyres, certaines Mucorinées et quelques cellules de Phanérogames, montre que le cytoplasma observé au fond noir apparaît tantôt optiquement vide, tantôt rempli de granulations lumineuses, ce qui l'amène à penser qu'il peut passer de l'état de gel à celui de sol. Il décrit le chromatophore des Spirogyres comme optiquement vide et à l'état de gel. Le noyau lui-même serait optiquement vide.

A. Pensa (1925), sans se préoccuper de distinguer le cytoplasme proprement dit des vacuoles, décrit dans un très grand nombre de cellules végétales les plus diverses (moisissures, cellules épidermiques de divers organes de Phanérogames, poils de feuilles, grains de pollen), un milieu de suspension semi-fluide, présentant une luminosité plus ou moins marquée, qu'il hésite à considérer comme un sol ou un gel : dans cette phase se trouve une phase dispersée et solide représentée par des microsomes fortement éclairés et une phase liquide, sombre, contenant quelques microsomes animés de mouvements browniens.

Dans un mémoire tout récent (1928), Leblond étudiant la constitution physique du cytoplasme de quelques Algues et d'un *Achlya*, à l'éclairage

direct, arrive à d'étranges conclusions. Il admet que le cytoplasme doit être regardé, le plus souvent, comme un hydrosol. Il décrit, dans le cytoplasme, la présence d'un grand nombre de granulations réfringentes, mobiles, qu'il englobe, sans se préoccuper de les définir, sous le terme de chondriosomes et qu'il considère comme les micelles, extraordinairement grosses et visibles à l'éclairage direct, de l'hydrosol cytoplasmique. Dans certains cas, cependant, l'auteur admet que le cytoplasme se trouve à l'état d'hydrogel et il suppose qu'il pourrait passer de cet état à celui d'hydrogel et inversement.

L. Lapicque et son école, au contraire, se sont ralliés à l'opinion émise par A. Mayer et Schaeffer pour les cellules animales. Dans une observation sur les Spirogyres, à laquelle il a déjà été fait allusion, L. Lapicque a constaté la présence, dans le cytoplasme optiquement vide, de particules éclairées, animées d'un mouvement de brassage, de nature indéterminée qu'il désigne sous le nom de *paillettes scintillantes*, observation plus récemment vérifiée par Mangenot. Dans ses leçons à la Sorbonne, (1926 et 1929) : le même savant décrit la structure des cellules de *Fontinalis antipyretica* et des cellules du bulbe d'*Allium Cepa* où il retrouve, dans un cytoplasme optiquement vide, la présence de particules vivement éclairées et animées d'un mouvement de brassage. Les chloroplastes sont optiquement vides et ne se distinguent que par leur contour lumineux et leur couleur. Quant au noyau, il apparaît faiblement opalescent. L'auteur a suivi, en outre, les processus de coagulation du cytoplasme dans ces cellules : ceux-ci se traduisent d'abord par l'apparition d'un nuage dans le cytoplasme optiquement vide ; puis le cytoplasme prend une forte luminosité qui lui donne un *aspect neigeux*. Parfois, cette coagulation est précédée d'une phase de séparation de l'eau et du gel, intimement fixés l'un à l'autre dans le cyto splasme, qui se traduit par l'apparition de petits points brillants animés de mouvements browniens. Les recherches de deux élèves de Lapicque : Huilleret sur les cellules de Spirogyres, et Mlle Lourau-Dessus, sur les cellules épidermiques des écailles d'*Allium Cepa* et les feuilles d'*Elodea canadensis*, arrivent à des résultats analogues.

P. Becquerel (1923) a consacré également une étude ultramicroscopique aux cellules épidermiques des écailles d'*Allium Cepa*. Il constate, comme L. Lapicque, que le cytoplasme est toujours optiquement vide et ne montre, au fond noir, que des granulations fortement éclairées qui se déplacent rapidement sous l'action des courants du cytoplasme et sont visibles au microscope : il désigne ces granulations sous le nom de microsomes, sans préciser leur nature et leur signification. L'auteur étudie, en même temps, la coagulation du cytoplasme : celui-ci prend d'abord un aspect nuageux, puis, bientôt apparaît formé par d'innombrables granulations lumineuses parmi lesquelles il n'est plus possible de distinguer les microsomes. Un peu plus tard (1925), P. Becquerel parvient à distinguer à l'ultramicroscope, mais dans certaines cellules seulement, des chondriocontes, « d'aspect muqueux », se déplaçant lentement en se déformant.

Les contradictions dans les résultats des auteurs dont nous venons d'ex-

poser les recherches, s'expliquent facilement par le fait que ceux-ci se sont pour la plupart bornés à des observations ultramicroscopiques non contrôlées par l'observation à l'éclairage ordinaire et que beaucoup d'entre eux, tels que GAIDUKOW, RUSSO, etc..., n'ont pas pris soin de distinguer le cytoplasme lui-même des formations paraplasmiques diverses (granulations lipoïdiques et corpuscules vacuolaires) qui n'appartiennent pas à la matière vivante. D'autre part, il y a lieu de tenir compte de la difficulté qu'on éprouve à préserver les cellules des altérations provoquées par les conditions anormales dans lesquelles elles se trouvent pendant l'observation. Il semble, d'ailleurs, que PENSA ait travaillé sur des cellules mortes, dont le protoplasme était déjà coagulé, comme le témoignent les figures représentées par cet auteur et dans lesquelles le cytoplasme, fortement lumineux, est déjà détaché de la paroi cellulosique.

Dans un travail d'ensemble, GUILLIERMOND (1930) a entrepris l'étude comparative, à l'ultramicroscope et au microscope ordinaire, des cellules d'un grand nombre de Végétaux appartenant aux groupes les plus variés. Il a choisi de préférence les Champignons, en particulier les Levures, et les Algues, qui peuvent être observées dans leur milieu naturel, sans risque d'altération. Parmi les Champignons, il a étudié avec un soin spécial les Saprolégniacées dans lesquelles les chondriosomes sont si facilement visibles sur le vivant. Enfin, il a abordé également l'étude des cellules épidermiques de diverses Monocotylédones dans lesquelles les plastes et les chondriosomes se distinguent également avec une remarquable netteté dans les observations vitales à l'éclairage ordinaire, et en s'entourant, pour ces observations de toutes les précautions nécessaires (emploi du liquide de RINGER, etc.). Ces observations ont permis à l'auteur de constater que, sauf dans les Champignons et les Algues (où le noyau ne se distingue généralement pas à l'ultramicroscope), le noyau montre toujours une opalescence plus ou moins accentuée : celle-ci peut être très marquée pour les noyaux de certaines cellules épidermiques de Monocotylédones (fleurs et feuilles de Tulipe, bulbe d'*Allium Cepa*), où le noyau présente toujours, à l'éclairage direct, une structure granuleuse très nette ; elle est, au contraire, très faible pour les noyaux qui, à l'éclairage direct, se montrent homogènes ou presque (cellules épidermiques d'*Iris*, cellules d'*Elodea canadensis*). Quant aux nucléoles, ils apparaissent optiquement vides dans la substance plus ou moins opalescente du noyau. Il est donc difficile de définir l'état physique du noyau qui paraît, le plus souvent, avoir une structure hétérogène.

Le cytoplasme, au contraire, apparaît toujours optiquement vide, à l'ultramicroscope. Il présente donc les caractères de l'hydrogel fluide de MAYER et SCHAEFFER (gliode de BOTTAZZI et LAPICQUE). Il ne montre d'éclairé que les granulations lipoïdiques (microsomes des auteurs, sphérosomes de P. A. DANGEARD), que l'on rencontre dans toutes les cellules végétales et qui sont les éléments les plus visibles sur le vivant. Ces granulations sont dans quelques cas à peu près immobiles (Levures [fig. 216]) ; mais, presque toujours, elles sont entraînées très rapidement par les courants

cytoplasmiques. Elles apparaissent beaucoup plus nettement encore à l'ultramicroscope qu'à l'éclairage direct, parce qu'elles se détachent admirablement sur le fond noir du cytoplasme. Elles sont fortement éclairées et montrent une forme parfaitement sphérique (boule de billard) ; on les voit se déplacer sous l'action des courants cytoplasmiques invisibles, mais dont le trajet qu'elles suivent indique l'emplacement.

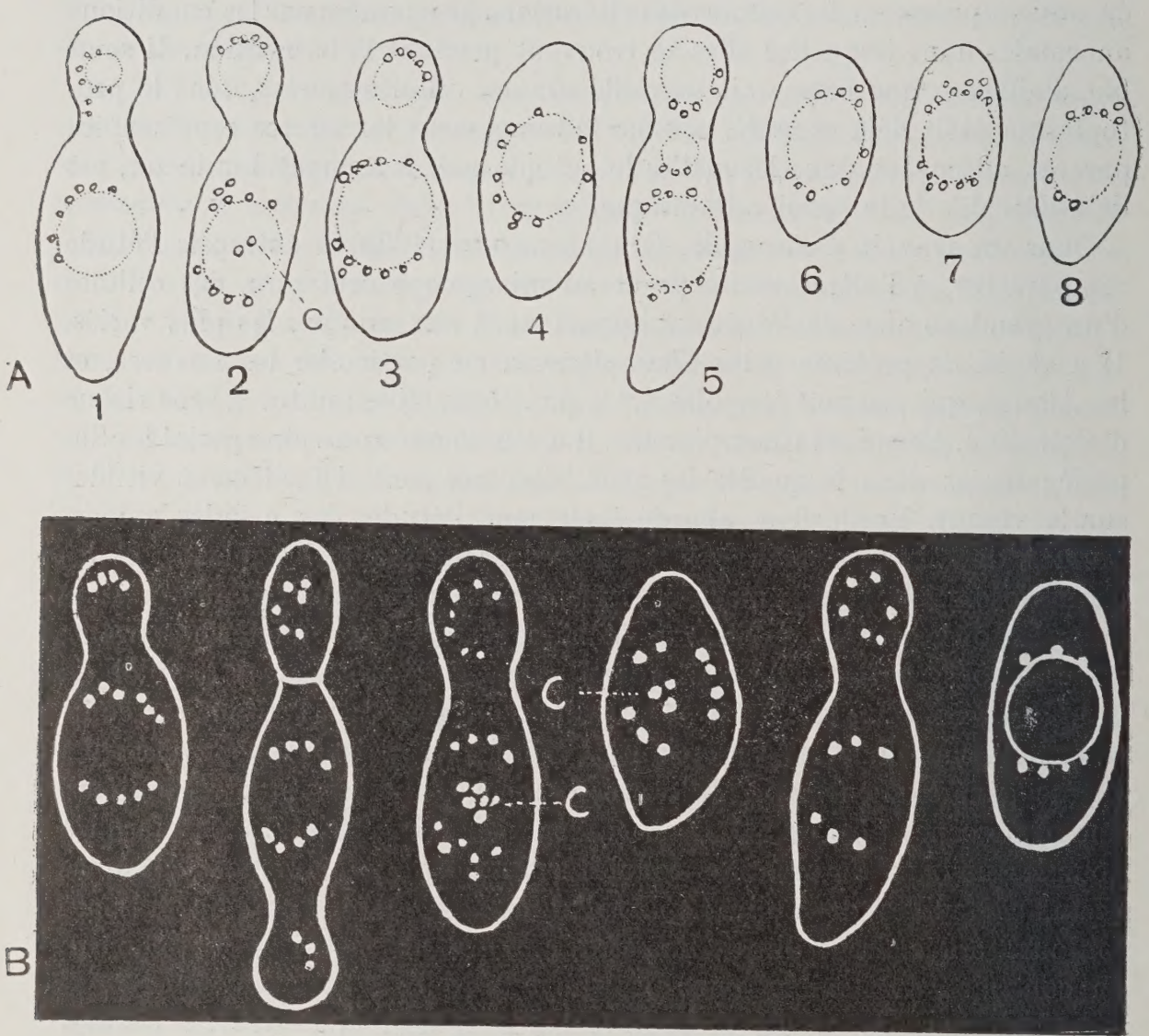


Fig. 216. — Cellules d'une Levure, *Saccharomycodes Ludwigii*. — A, observées, *in vivo*, à l'éclairage ordinaire ; on aperçoit les vacuoles, contenant ou non, des corpuscules métachromatiques (C) ; autour de ces vacuoles sont groupées les granulations lipoïdiques. — B, cellules semblables vues à l'ultramicroscope ; les granulations lipoïdiques et les corpuscules métachromatiques sont seuls visibles (d'après Guilliermond, 1930).

Les chondriosomes et les plastes que l'on observe avec une grande netteté, à l'éclairage direct, dans les cellules épidermiques des Monocotylédones, sous forme de grains, de bâtonnets ou de chondriocontes, à peine plus réfringents que le cytoplasme et beaucoup plus lentement entraînés par les courants cytoplasmiques que les granulations lipoïdiques, ne sont souvent pas visibles à l'ultramicroscope. Cela est assez naturel, étant donné le peu

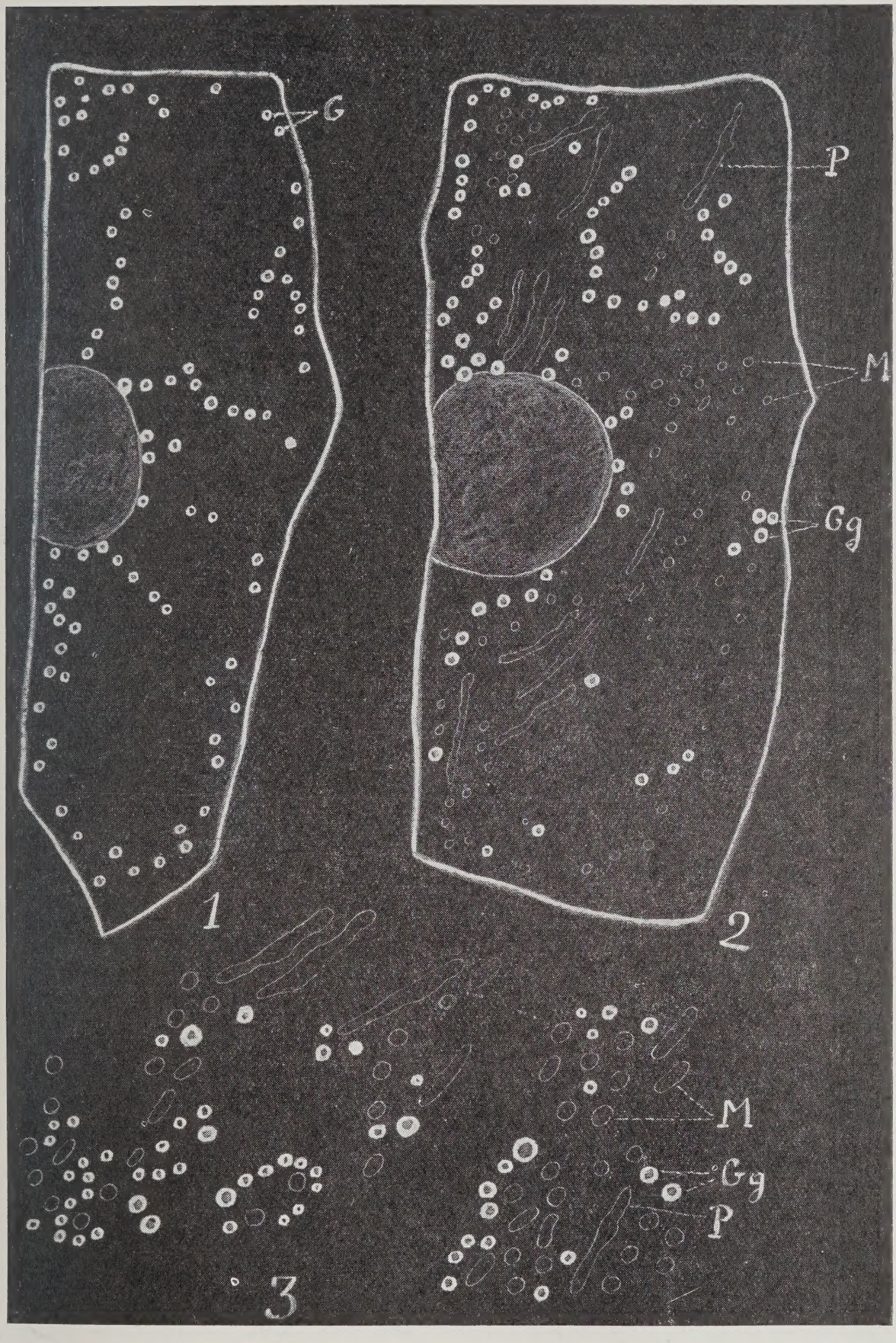


FIG. 217. — 1 et 2, Cellules épidermiques du bulbe d'*Allium Cepa* observées à l'ultramicroscope. — 1, on ne voit que les granulations lipoïdiques (G). — 2, on voit, en dehors des granulations lipoïdiques, les chondriosomes (M) et les plastes (P). — 3, fragment de cytoplasme des mêmes cellules à un très fort grossissement (d'après GUILLIERMOND, 1930).

de réfringence de ces éléments. Il n'y a que dans certains cas favorables que l'on peut distinguer ces éléments à l'ultramicroscope : ils apparaissent alors en noir, avec un contour très faiblement lumineux: les chondriocontes ont la forme de boyaux à membrane lumineuse et les mitochondries de petits cercles lumineux (Figure 217, M). Dans quelques cas, d'ailleurs, ces éléments ne se présentent que sous une forme très confuse et il est impossible d'analyser leur forme. Les plastes chlorophylliens sont plus visibles, parce que plus gros et imprégnés de pigment : ils sont toujours optiquement vides, avec une couleur verte, et n'ont de lumineux que leur contour (fig. 218). Il est donc permis de considérer les chondriosomes et les plastes comme constitués par un hydrogel non miscible avec l'hydrogel cytoplasmique.

Les vacuoles semi-fluides et mitochondriformes ne se distinguent géné-

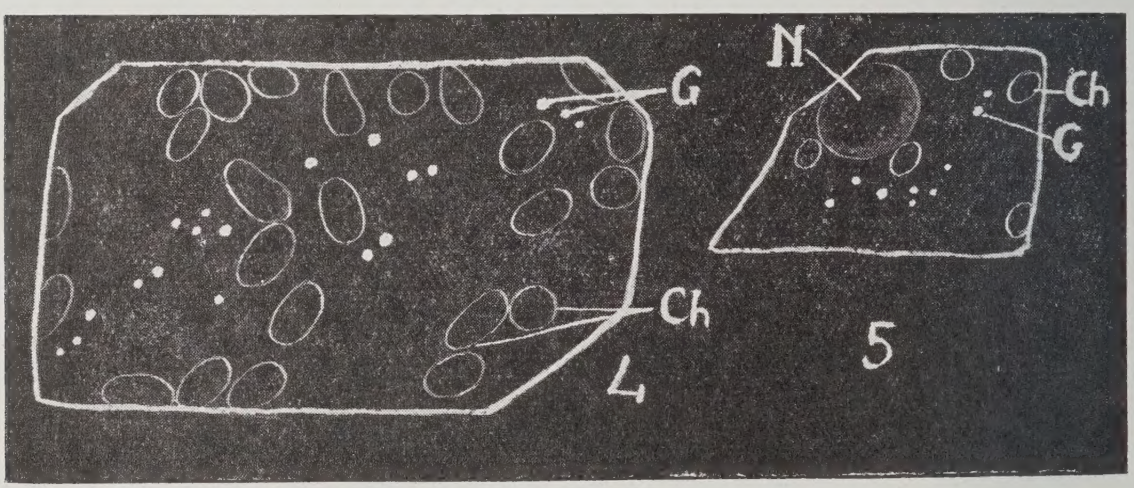


FIG. 218. — Cellules d'une feuille d'*Elodea canadensis* vues à l'ultramicroscope. — Ch. : chloroplastes ; N : noyau ; G : globules lipoïdiques (d'après GUILLIERMOND, 1930).

ralement pas à l'ultramicroscope. Cependant, dans les dents des jeunes feuilles de Rosier, il est possible, parfois, de les observer : elles apparaissent comme des éléments optiquement vides, colorés en rouge, avec un contour lumineux, et assez semblables aux chondriosomes quand ceux-ci sont visibles (fig. 219).

Les vacuoles liquides des cellules adultes ne se distinguent ordinairement pas non plus à l'ultramicroscope ; elles sont optiquement vides et se confondent avec le cytoplasme. Ce n'est que dans des cas exceptionnels qu'elles montrent un contour lumineux qui permet de les reconnaître. La paroi des vacuoles, lorsqu'elle est visible, présente souvent des mouvements d'ondulation dus, sans doute, aux courants du cytoplasme ou à des échanges d'eau entre le cytoplasme et les vacuoles. Les vacuoles montrent parfois des corpuscules très lumineux et animés de mouvements browniens ; mais ceux-ci ne sont pas de l'ordre des micelles et sont toujours visibles au microscope ordinaire. Il semble donc, comme nous l'avons déjà dit, que les vacuoles, dans leur état initial, soient à l'état d'hydrogel qui, par suite d'un pouvoir d'imbibition illimité, se transformerait, dans les cellules

adultes, en une solution colloïdale dont les micelles seraient invisibles, soit par leurs petites dimensions, soit par leur réfringence analogue à celle du milieu intermicellaire, mais facilement précipitables sous forme de corpuscules animés de mouvements browniens.

Il est facile d'observer à l'ultramicroscope la coagulation du cytoplasme dans les cellules qui s'altèrent pendant l'observation. Celle-ci débute par une augmentation de luminosité du noyau, qui prend l'aspect d'un coagulum très fortement lumineux. En même temps, les granulations lipoïdiques cessent de se déplacer dans des sens déterminés,par suite d'un arrêt brusque

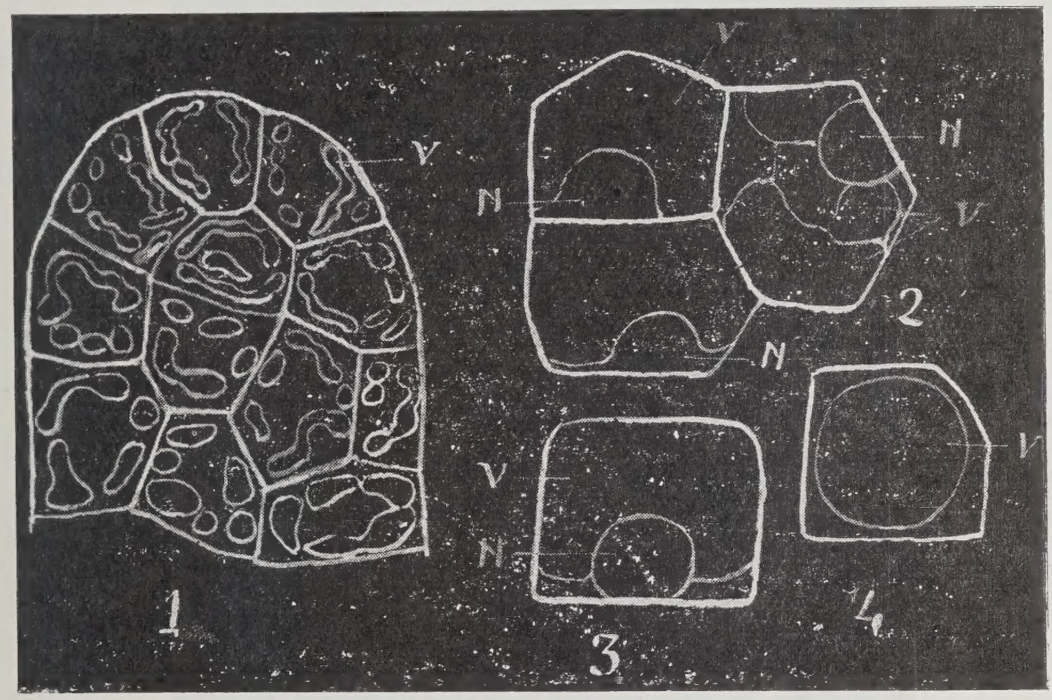


FIG. 219. — 1, Jeune dent d'une foliole de Rosier, vue à l'ultramicroscope. — V : vacuoles filamenteuses. — 2, 3, 4, cellules plus âgées. — N : noyaux ; V : vacuoles (d'après GUILLIERMOND, 1930).

des courants cytoplasmiques : elles présentent alors, pendant quelque temps, des mouvements browniens (1). Souvent, dans les vacuoles, on voit apparaître des corpuscules également animés de mouvements browniens, provenant d'une précipitation des colloïdes intravacuolaires. Le cytoplasme devient opalescent, puis se transforme en un coagulum formé par des granulations vivement éclairées qui lui donne un aspect *de neige*, décrit par L. LAPICQUE, et parmi lesquels il n'est plus possible de distinguer les granulations lipoïdiques (fig. 220 et fig. 221).

Dans quelques circonstances exceptionnelles, on constate, dans les Levures et diverses moisissures, la transformation de l'hydrogel cytoplasmique en hydrosol, mais seulement dans des cellules en voie d'altération,

1. Les mouvements browniens apparaissent généralement dans les cellules encore vivantes, mais dans les périodes qui précèdent leur mort. Il semble, cependant, d'après certaines observations, particulièrement celles qui ont été faites récemment par MARTENS et CHAMBERS, que ces mouvements puissent parfois coexister, dans les cellules vivantes, avec les mouvements de translation du protoplasme.

et jamais, on n'observe le moindre indice de la possibilité de la transformation de l'hydrogel cytoplasmique en hydrosol réversible, contrairement à l'opinion soutenue par certains auteurs et, entre autres, par LEBLOND.

L'action des acides (solution très diluée d'acide acétique) détermine immédiatement la coagulation du cytoplasme (1) se manifestant par son passage de l'état optiquement vide à l'aspect confusément granuleux (aspect

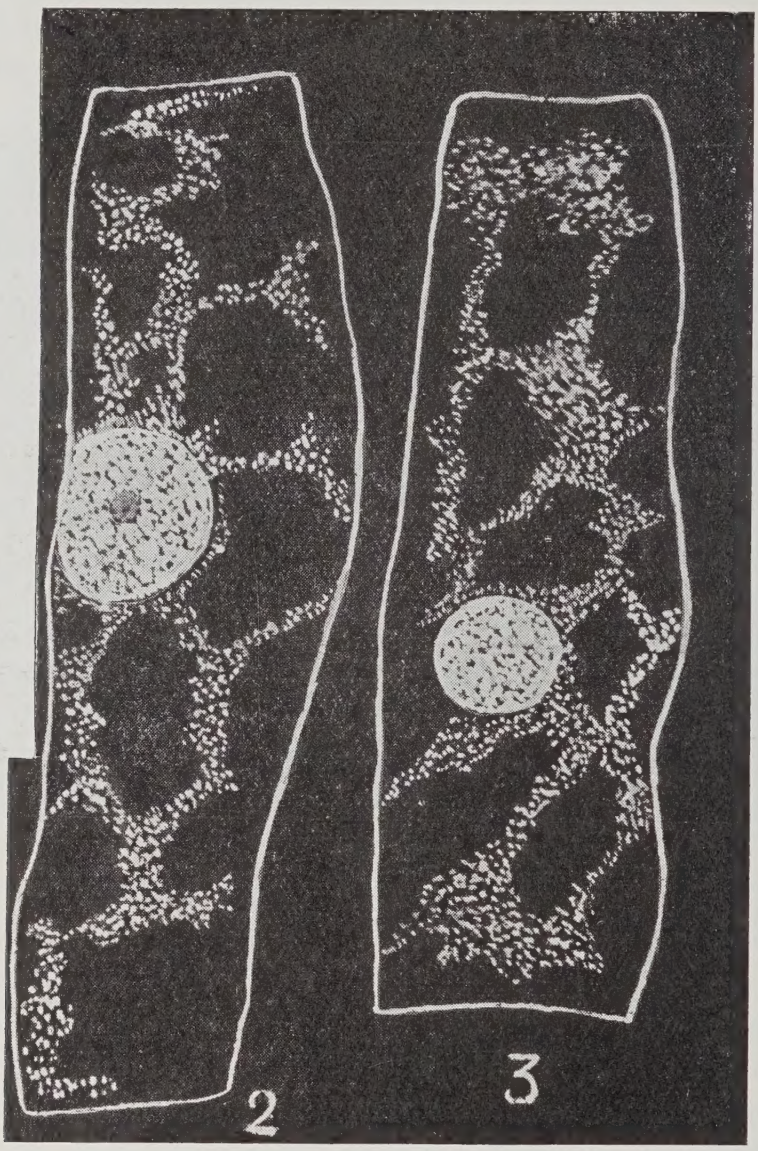


FIG. 220. — Cellules épidermiques d'*Iris germanica* observées à l'ultramicroscope : le cytoplasme est coagulé (d'après GUILLIERMOND, 1930).

de neige). Les alcalis, au contraire, ne modifient pas l'homogénéité du cytoplasme. Le noyau ne se comporte pas d'une manière très différente du cytoplasme, comme l'avait déjà montré FAURÉ-FREMIET, pour les cellules animales. Les acides provoquent instantanément la transformation des noyaux opalescents en un coagulum granuleux, compact et

1. ADDOMS a observé, sur fond noir, le cytoplasme des poils absorbants des plantules cultivées dans des solutions de pH variés et a constaté que le cytoplasme est encore homogène pour un pH de 3,94 et se coagule peu à peu dans des liquides légèrement plus acides.

très fortement lumineux. Les alcalis, au contraire, ne modifient pas l'aspect opalescent des noyaux jusqu'à une certaine concentration au-dessus de laquelle le noyau devient homogène et optiquement vide.

La plupart des fixateurs ordinaires renfermant de l'alcool ou de l'acide acétique produisent le même effet que les acides et déterminent immédiatement la coagulation du protoplasme qui apparaît comme une substance tout entière lumineuse, au sein de laquelle le noyau se distingue comme un corps compact et d'une luminosité plus accentuée. Les fixateurs mitochondriaux et le formol, au contraire, provoquent une coagulation beaucoup moins grossière du cytoplasme, qui apparaît seulement avec une

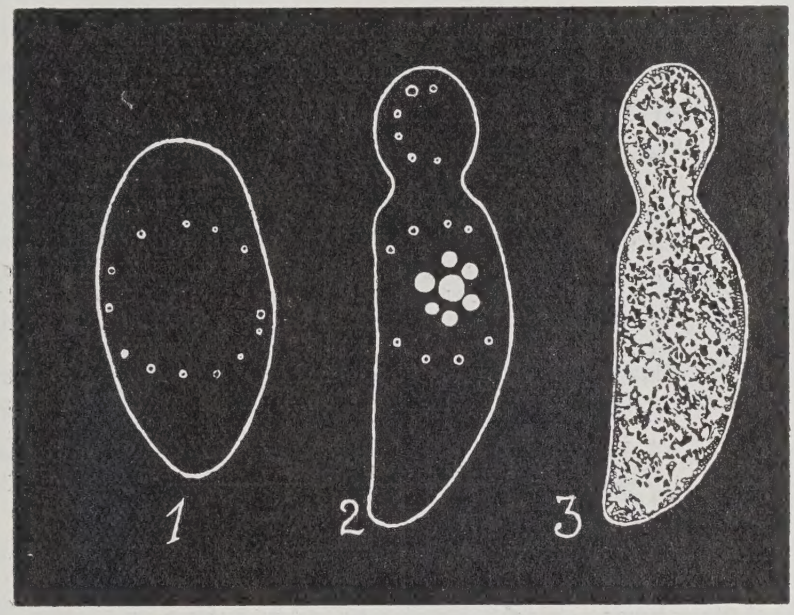


Fig. 221. — Cellules de *Saccharomycodes Ludwigii*, vues à l'ultramicroscope. — 1 et 2, cellules vivantes. — 3, cellule morte à cytoplasme coagulé (d'après Guilliermond, 1930).

faible opalescence, et du noyau dont la luminosité est à peine accentuée.

Ces recherches infirment donc les résultats de Gaidukow, Russo, Pensa et Leblond. Elles apportent, au contraire, une confirmation à ceux de L. Lapicque et de P. Becquerel et démontrent que le cytoplasme est toujours optiquement vide et doit être considéré comme à l'état d'hydrogel fluide, selon le sens de Mayer et Schaeffer, ou de gliode, selon l'expression de Bottazzi et de Lapicque. On peut donc considérer le protoplasme comme un système polyphasique dont le noyau, le cytoplasme, les chondriosomes, les plastes et les vacuoles constituent autant de phases distinctes. En dehors du noyau, qui apparaît presque toujours avec une opalescence plus ou moins marquée et dont il est difficile de définir l'état physique, le cytoplasme, les chondriosomes, les plastes et les vacuoles (celles-ci dans leur état mitochondriforme) paraissent constitués par des hydrogels non miscibles avec l'hydrogel cytoplasmique.

Réaction interne du protoplasme (pH cellulaire)

Les faits que nous avons exposés précédemment ont souligné l'importance considérable du pH cellulaire ; ils nous ont montré que les propriétés du complexe colloïdal qui constitue la matière vivante sont dominées par le pH et le point isoélectrique de ses composants. La plupart des botanistes et, entre autres, PFEFFER et MOLISCH admettaient, depuis longtemps, que le protoplasme avait une réaction voisine de la neutralité, mais différente de celle des vacuoles, cette dernière étant nettement acide. D'anciennes recherches de DEGEN auraient montré, d'autre part, que le protoplasme était alcalin. L'introduction en biologie de la notion récente de *réaction ionique*, a donné un moyen de déterminer d'une manière précise l'acidité ou l'alcalinité réelles d'un milieu (1) ; elle s'exprime par la caracté-

1. L'acidité d'une solution aqueuse dépend des ions H^+ qu'elle contient. L'eau elle-même n'est pas un non-électrolyte et se dissocie en ions H^+ et OH^-. Elle est d'ailleurs neutre parce qu'elle renferme des ions H^+ et OH^- en nombre égal. Le pourcentage des molécules d'eau qui sont dissociées est expérimentalement déterminable par mesure de la conductivité électrique ; il est très faible, environ 1 molécule dissociée sur 10.000.000, réalisant donc une concentration en ions H de 0,000.000.1 ou 1×10^{-7}. Si on représente par $[H^+]$, $[OH^-]$ et $[H^2O]$ les concentrations en ions H^+, en ions OH^- et en molécules d'eau non dissociées, la constante de dissociation de l'eau est :

$$\frac{[H^+] \times [OH^-]}{[H^2O]} = \frac{(1 \times 10^{-7}) \times (1 \times 10^{-7})}{1} = 1 \times 10^{-14}.$$

Si on introduit dans l'eau une quantité convenable d'ions H^+, en y dissolvant, par exemple, assez d'acide chlorhydrique gazeux pour constituer une solution $\frac{n}{1.000}$, (c'est-à-dire une molécule HCl, — d'ailleurs totalement dissociée — pour 1.000 molécules d'eau), la concentration $[H^+]$ se trouve exprimée par $[H^+] = 1.10^{-3}$. Malgré cet apport d'ions H^+, la constante de dissociation de l'eau demeure inchangée ; et ce, par suite de la recombinaison d'ions H et OH en molécules d'eau ; à la concentration 1.10^{-3} des ions H^+, s'oppose une concentration 1.10^{-11} des ions OH^-, telle que le produit $[H^+] \times [OH^-]$ demeure égal à 1.10^{-14}.

Inversement l'alcalinisation, apport d'ions OH^-, diminue la concentration des ions H^+. La connaissance de la concentration des ions H implique donc celle des ions OH.

La détermination du pH a pour but de faire connaître la concentration des ions H^+ dans le milieu aqueux étudié. Plutôt que d'énoncer directement les concentrations des ions H comme nous l'avons fait plus haut, soit en fractions décimales, soit en puissances négatives de 10, on a adopté la notation de SÖRENSEN. L'exposant de la puissance négative de 10 (par exemple 9 dans l'expression 1×10^{-9}) se trouve être le logarithme de l'inverse de cette expression (par exemple $9 = \log. \frac{1}{1.10^{-9}}$). L'énonciation la plus simple de l'acidité d'un milieu sera donc donnée en utilisant simplement l'exposant de la concentration en ions H. C'est ce que désigne le symbole pH. Par pH = 9, on exprimera une concentration en ions H égale à 1.10^{-9} ; par pH = 5,28, une concentration égale à $1.10^{-5,28}$.

On voit que cette convention implique diverses conséquences : 1° La variation numérique du pH est inverse de celle des concentrations en ions H ; les milieux acides ont un pH inférieur à 7 et, en première approximation, d'autant plus faible que l'acidité est plus forte ; les milieux alcalins ont un pH supérieur à 7 et d'autant plus élevé que l'alcalinité est plus forte, les limites théoriques étant pH = 1 et pH = 14. — 2° La nature logarithmique de l'expression pH fait que le nombre qui l'exprime ne nous donne pas directement l'intuition de la concentration représentée : *a*. Une variation d'une unité pour le pH, le passage de 7 à 6 par exemple, correspond à une variation de concentration de 1 à 10 ; une variation de deux unités implique un changement de concentration de 1 à 100. — *b*. Entre deux unités du pH, 7 et 6 par exemple, la varia-

ristique que l'on appelle le pH. On a donc cherché à appliquer les procédés physico-chimiques à la mesure du pH protoplasmique.

Malheureusement, malgré leur précision, les méthodes de mesure du pH ne sont pas facilement applicables aux cellules vivantes. Il importerait, en effet, que la mesure fût effectuée sur des cellules ne présentant aucune lésion, car le protoplasme, très délicat, modifie son pH dès le moment où la cellule s'altère. Vlès a insisté, d'autre part, sur le fait que la mesure n'a de valeur que si les cellules conservent, pendant toute l'expérience, leur tension normale de CO^2 ; or, le protoplasme altéré au contact de l'air, sans précaution spéciale, laisse fuir son CO^2, ce qui détermine une augmentation du pH. Ces conditions sont difficilement réalisables. La méthode potentiométrique, qui est la méthode la plus précise, n'est pas facilement applicable car, si l'on écrase la masse cellulaire de manière à obtenir le contact intime de l'électrode et du protoplasme, on tue le protoplasme et on s'expose à voir fuir le CO^2. On a employé pour cela une technique, due à Vlès, Reiss et Vellinger, qui consiste à broyer les cellules, après congélation instantanée, et à effectuer la mesure au moment précis où la masse broyée revient au point cryoscopique; de la sorte tout départ de CO^2 semble évité.

Une autre méthode consiste à introduire dans les cellules des microélectrodes (Crozier, Ellish et Peterfi) ; mais elle n'est applicable qu'à de grosses cellules. Cette méthode détermine également des lésions dans les cellules et, sans doute, un mélange du cytoplasme et du suc vacuolaire. Elle est, d'ailleurs, d'un emploi fort difficile dans les cellules végétales en raison de la résistance des parois cellulosiques. Mais on s'est, le plus souvent borné, du moins chez les Végétaux, à mesurer, par la méthode potentiométrique, le pH des sucs extraits des cellules, obtenus par broyage des tissus et, parfois même, par une pression de 100 atmosphères (Kappen).

La méthode électrométrique étant toujours extrêmement délicate et exigeant des appareils coûteux, on a surtout utilisé la méthode des indicateurs de Clark. Celle-ci présente de grands inconvénients, car le point de virage peut être modifié par la présence des matières protéiques et de leurs produits de désintégration, comme les acides aminés ; dans ces gels colloïdaux, le virage est donc aberrant par suite de véritables combinaisons. C'est ce qu'on a appelé l'*erreur protéique*. D'autres causes

tion n'est pas proportionnelle aux décimales qui suivent 6 : il faut ajouter plus d'ions H pour passer de 6,2 à 6 que pour passer de 7 à 6,8.

La mesure directe du pH se fait en utilisant des dispositifs électrométriques assez variés, presque toujours d'un emploi difficile dans les cas concrets rencontrés par les biologistes. Ceux-ci ont donc recours à une méthode indirecte, la méthode colorimétrique ; elle est fondée sur l'emploi de matières colorantes, dites *indicateurs colorés*, qui présentent des virages progressifs dans des milieux de concentration croissante en ions H. L'existence d'une gamme d'indicateurs permet de parcourir toute l'étendue des pH utiles et de trouver un indicateur qui présente la zone sensible de son virage pour des concentrations voisines de celle qu'on mesure. On compare la teinte prise par l'indicateur introduit à concentration convenable dans le milieu étudié soit avec les teintes qu'il présente quand on l'ajoute à des liquides témoins de pH connu, constitués, par exemple, suivant les indications de Clark et Lubs, soit avec celles qui sont portées sur un tableau coloré établi par Clark et reproduisant sur papier les teintes de virage d'une série d'indicateurs pour des pH échelonnés de 0,2 en 0,2.

d'erreurs résident dans le fait que les indicateurs dissous dans les lipides ne sont pas dissociés et que leur couleur ne correspond alors à aucun indicateur (*erreur lipoïde*). D'autre part, le point de virage peut être déplacé en présence d'une forte concentration de sels neutres (*erreur saline*). Il peut l'être aussi par une modification de concentration de l'indicateur (*erreur de concentration*). Enfin, les indicateurs ne pénètrent pas dans les cellules vivantes et leur emploi nécessite une technique préconisée par Vlès (méthode d'écrasement) : celle-ci consiste à provoquer, par compression à la fois brusque et ménagée, entre lame et lamelle, un éclatement localisé de la paroi cellulaire, dans une solution d'indicateur. Une décompression immédiate amène alors l'aspiration à l'intérieur de la cellule d'une petite quantité d'indicateur dont on peut noter ainsi la couleur avant toute effusion de CO^2. Enfin, on peut introduire les colorants par microinjection sous le microscope à microdissection. Mais, le plus souvent, les botanistes se sont bornés, ici encore, à l'emploi des indicateurs, soit sur des sucs extraits des tissus, soit sur des coupes qui, elles-mêmes, déterminent des lésions des cellules. Ces méthodes ont donné, parfois, les résultats les plus divergents, même pour un organe déterminé comme le tubercule de Pomme de terre, dans lequel on a trouvé des chiffres variant de 5,4 à 7. Mais, d'une manière générale, les résultats obtenus, tant sur les cellules animales que sur les cellules végétales, tendraient à démolir le vieux dogme qui considère le protoplasme comme voisin de la neutralité, ou alcalin, et à démontrer, au contraire, qu'il est acide.

Le tableau suivant résume les résultats obtenus sur les sucs de Végétaux soit par la méthode électrométrique, soit par la méthode des indicateurs :

Méristème (Vers le bois	3,4-5	Priestley
Méristème (Vers l'écorce	7,8	(Cf. p. 687)
Feuilles de Ricin	5-5,2-5,6	Harvey
Tige de Ricin	5,6	Harvey
Tige de Ricin	4,6	Atkins
Feuilles de Ricin	4,8	Atkins
Pollen de Ricin	5,4	Atkins
Nitella clavata	5,2	Hoagland et Davis

Voici d'autre part les résultats obtenus par Reiss, au moyen des méthodes de Vlès :

Végétaux inférieurs (cellules vertes) :	
Méthode des indicateurs (suc)	5,5-7
Méthode des indicateurs (suc)	5,5
Méthode potentiométrique (suc)	3,75-6,73
Végétaux supérieurs (tissus jeunes) :	
Méthode potentiométrique (suc)	6,92
Méthode des indicateurs (sur coupe)	6,92

Cellules épidermiques (pétales) :
Méthode des indicateurs (sur coupe) 4,9-5,9
Feuilles :
Méthode des indicateurs (suc) 5,3-5,8
(sur coupe) 4,8-5,6
Tiges et racines :
Méthode des indicateurs (sur coupe) 4,6-6,8
Méthode potentiométrique (suc) 5,52-7,7
Tissus de réserve :
Méthode des indicateurs (suc) 5,9
Méthode potentiométrique (suc)..... 5,4-7,35

Toutes ces valeurs sont considérées par l'auteur comme trop élevées, par suite de la fuite de CO^2.

Ainsi, les résultats obtenus sont très divergents et aboutissent à un pH variant entre 4,6 et 7,8 ; mais, d'après Vlès et Reiss, ainsi que d'après Small, qui a publié récemment un ouvrage sur cette question, ce pH serait acide (5,1 à 6,2), aussi bien dans les cellules animales que dans les cellules végétales; toutefois, c'est dans les cellules végétales que le pH serait le plus acide.

Il y a lieu de se demander quelle est la valeur de ces résultats obtenus pour les cellules végétales, soit par écrasement des cellules et traitement de la purée protoplasmique ainsi obtenue par les indicateurs de Clark, soit par traitement des sucs extraits des cellules par ces mêmes indicateurs ou par les méthodes potentiométriques. Tout d'abord, on ne peut accorder aucune valeur aux résultats obtenus sur des sucs végétaux qui n'expriment pas le pH du protoplasme vivant et ne nous renseignent que sur celui du suc vacuolaire plus ou moins fortement modifié par le traitement. On ne peut nier, d'autre part, que les autres procédés et, en particulier, celui préconisé par Vlès, offrent de grands inconvénients, car l'écrasement pratiqué dans les cellules, quelque rapidement qu'il soit exécuté, n'en détermine pas moins une grave lésion qui amène rapidement la mort du protoplasme, et on verra plus loin que le protoplasme devient acide aussitôt après sa mort.

En outre, et c'est l'objection essentielle que l'on peut faire, tous les procédés employés ne permettent que d'obtenir un pH global du protoplasme, sans tenir compte de ses éléments constitutifs. Or, parmi ceux-ci, il faut surtout considérer les vacuoles, qui, comme nous le verrons, offrent généralement une réaction acide. Il résulte donc, comme l'ont fait remarquer Eichhorn et Parat, que les résultats obtenus par écrasement du protoplasme et, plus encore, au moyen des sucs de presse, n'ont aucune signification, car ils ne sont qu'une résultante des pH cytoplasmique et vacuolaire, le plus souvent obtenue après la mort des cellules.

Dans ses recherches récentes, Parat a insisté sur le fait que toute lésion de la cellule, et en particulier l'écrasement, provoque non pas l'alcalinisation du cytoplasme, mais son acidose. Il en résulte donc, pour cette double cause

d'erreur que nous venons de mentionner, que les méthodes employées ne peuvent fournir que des valeurs de pH beaucoup trop basses. Des évaluations plus précises ont pu être réalisées par microinjection (au moyen du microdissecteur de CHAMBERS) des indicateurs de CLARK, et ont permis d'obtenir un pH voisin de la neutralité, aux environs de 7, compris entre 6,8 et 7,2 (D. et F. NEEDHAM, RAPKINE et WURMSER). Mais, la microinjection elle-même peut être soupçonnée de provoquer des troubles dans les cellules et de modifier la réaction du protoplasme. L'idéal serait de mesurer le pH cellulaire au moyen de colorants vitaux ; malheureusement les indicateurs de CLARK ne pénètrent pas dans les cellules vivantes et sont tous, d'ailleurs, plus ou moins toxiques. Aussi, PARAT a-t-il essayé de réaliser, dans les cellules animales, des mesures de pH par coloration vitale au rouge neutre. Dans les cellules que l'on colore vitalement par le rouge neutre, il y a, en effet, d'abord une coloration diffuse fugace du cytoplasme (coloration diffuse primaire) qui précède l'accumulation du colorant par les vacuoles, puis lorsque les cellules s'altèrent, le cytoplasme se colore de nouveau (coloration diffuse secondaire ou subléthale). Or, la coloration diffuse primaire tend vers l'orangé et donne à penser que la réaction du cytoplasme serait neutre ou légèrement alcaline, tandis que la coloration subléthale est rouge cerise et indiquerait une réaction acide. En comparant les limites obtenues dans la cellule avec une échelle de tampons, soit par le procédé de PANTIN, soit à l'aide de celui de NEEDHAM, ou grâce au dispositif colorimétrique de VLÈS, on peut ainsi obtenir une évaluation approximative du pH. Celui-ci serait $> 7{,}0$ pendant la coloration primaire et $< 6{,}0$ pendant la coloration subléthale.

Le même procédé a permis à PARAT de mesurer, en même temps, le pH vacuolaire qui est $< 7{,}0$. D'autres mesures ont été effectuées sur le pH des vacuoles dans les cellules animales, soit par la même méthode, soit par microinjection, et ont montré également une réaction acide des vacuoles. Les chiffres obtenus sont : 6,5 (POLICARD), 2,8 (RAPKINE et DAMBOVICEANU).

Il semble résulter de certaines observations réalisées sur des cellules végétales, notamment de CROZIER, HAAS, et IRWIN qui ont cherché à extraire le suc vacuolaire de certaines Algues, telles que les *Valonia* dont les articles sont occupés par une énorme vacuole, que le pH vacuolaire présente aussi, en général, une réaction acide (5,0 à 6,7 dans *Valonia*). HAAS, CROZIER et SCHMIDT ont également utilisé une méthode intéressante, consistant à se servir des pigments anthocyaniques comme indicateurs. Ces pigments peuvent être extraits des pétales et, en les mélangeant à des solutions tamponnées et de pH connus, on peut obtenir leurs différentes teintes possibles et, par conséquent, rapporter à un pH déterminé la coloration que ces pétales présentent naturellement. Les résultats obtenus par cette méthode nous renseignent sur le pH vacuolaire : celui-ci s'étage de 3,0 à 8,0 (1).

1. Les recherches de HAAS ont montré que, contrairement à ce que l'on croyait, la coloration rouge ne prouve pas une réaction acide du suc vacuolaire.

Ajoutons que les recherches de Reiss, de Parat, de Wurmser et Rapkine (par écrasement ou microinjection) semblent montrer que le noyau offrirait une réaction neutre ou légèrement alcaline, semblable à celle du cytoplasme, du moins dans les cellules animales.

Il résulte donc de l'ensemble de ces faits que, le plus souvent, les pH obtenus dans les cellules végétales correspondent au pH vacuolaire et qu'il est très difficile, sinon impossible, dans l'état actuel de la science, de nous faire une idée exacte du pH protoplasmique.

Il y a lieu d'être très réservé sur toutes les mesures qui ont été effectuées et qui, d'ailleurs, ont donné des chiffres très différents. Cependant, il semblerait résulter des mesures faites, en évitant le plus possible les altérations et en tenant compte des différents constituants morphologiques de la cellule, qui ont chacun un pH différent, que les pH cytoplasmique et nucléaire, seraient au voisinage de la neutralité ou légèrement alcalins, tandis que le pH vacuolaire serait le plus souvent acide. Ce résultat semble plus conforme à ce que l'on connaît des propriétés du protoplasme (noyau et cytoplasme) qui se comporte, vis-à-vis des acides et des alcalis, comme un gel électronégatif. Rappelons, d'ailleurs, que l'on ne peut obtenir la fixation, c'est-à-dire la coagulation du protoplasme, qu'avec des mélanges acides et qu'il n'existe pas de fixateurs alcalins.

On voit donc que tous les travaux effectués dans cette voie n'ont pas beaucoup modifié les idées anciennes de Pfeffer et de Molisch.

Constantes et équilibres cellulaires

Le protoplasme nous apparaît comme un complexe de substances chimiques très diverses, dont la constitution varie non seulement entre les cellules des diverses espèces animales ou végétales, mais encore entre les divers tissus d'un même individu. Toutefois, dans tous les protoplasmes, et même dans ceux des Végétaux et des Animaux inférieurs, on retrouve les mêmes constituants chimiques et il semble que les différences existant entre les divers protoplasmes tiennent beaucoup plus à la proportion dans laquelle ces constituants sont contenus qu'à leur nature propre.

Les différences que nous avons constatées entre les divers protoplasmes, et qui se traduisent par les produits différents qu'ils élaborent et une différence de comportement vis-à-vis des agents extérieurs, ne peuvent donc trouver là une explication. Il y a lieu de tenir compte, pour les expliquer, de la qualité des protéides qui les constituent et qui, nous l'avons vu, peuvent varier avec chaque être vivant; or, dans les travaux que nous allons analyser, il n'en est pas tenu compte, naturellement, puisque, en l'état actuel de la science, il n'y a pas de moyen d'apprécier ces différentes qualités.

Les belles recherches de A. Mayer et Schaeffer et de leurs collaborateurs ont apporté une importante contribution à nos connaissances sur les propriétés physico-chimiques du gel protoplasmique. Bien que les recherches de ces auteurs se soient limitées aux tissus animaux, il y a tout lieu

de penser que leurs résultats peuvent s'appliquer également aux tissus végétaux et c'est pourquoi nous croyons nécessaire de les résumer ici.

Ces savants ont établi que les propriétés du protoplasme sont déterminées par la proportion de ses constituants fondamentaux. Ceux-ci sont, comme nous l'avons dit, des substances protéiques, des acides gras fixes, des lipides (cholestérol, lécithines, etc.), de l'eau, considérée comme élément constitutif, et des sels minéraux en solution électrolytique (NaCl, etc.). Or, ces divers constituants fondamentaux du protoplasme ne sont pas répartis d'une manière quelconque, mais se trouvent toujours, pour un même type de cellules, à un taux invariable, qu'A. Mayer et Schaeffer désignent sous le nom de *constante cellulaire.*

C'est ainsi qu'A. Mayer et Schaeffer ont montré qu'en traitant les Animaux par l'inanition, tous les lipides de réserve sont éliminés et il ne subsiste plus, dans leurs tissus, que les lipides de constitution, ceux qui ne peuvent être consommés et font partie intégrante de leur protoplasme. Or, par un grand nombre de dosages effectués sur des tissus d'Animaux divers, soumis préalablement à l'inanition, ces auteurs ont établi que la teneur en acides gras est très variable selon les espèces, mais pour tous les tissus d'une même espèce oscille toujours autour d'une valeur constante.

Pour ce qui est du cholestérol, sa teneur est très différente d'un organe à l'autre, dans une même espèce, mais assez constante pour un organe donné, quelle que soit l'espèce. Elle est caractéristique de l'organe considéré.

Le rapport $\frac{\text{cholestérol}}{\text{acide gras}}$ ou *coefficient lipocytique* est caractéristique d'un organe d'une espèce donnée. Il est, par exemple, pour le Chien, de 20,0 dans le poumon et de 2,2 dans le muscle, tandis que, pour le Cobaye, il n'est que de 15,5 et 1,6 dans les tissus correspondants. Le coefficient lipocytique est donc une constante cellulaire. Il existe aussi une constante minérale. De même, la teneur en eau, pour chaque type de tissu, oscille toujours autour des mêmes chiffres. Chaque type de tissu dans une espèce possède donc une teneur en eau d'imbibition constante et spécifique. Dans 100 gr. de tissus secs de Pigeon, par exemple, on trouve 310 gr. d'eau pour le poumon, 241 gr. pour le muscle, tandis que, chez le Lapin, les chiffres sont, pour les organes correspondants, 408 gr. et 335 gr. et chez le Cobaye, 387 et 347 gr. L'eau est donc une autre constante cellulaire. Les recherches ultérieures de Nicolle et Allilaire ont constaté qu'il en est de même pour les Bactéries ; c'est ainsi que, dans le Bacille typhique, on trouve 85 % d'eau, tandis que dans le Bacille du charbon, il n'y a que 75 % d'eau.

A. Mayer et Schaeffer ont montré, en outre, qu'il existe, pour chaque type de cellules, un rapport constant dans les proportions de ces diverses constantes. C'est ainsi qu'on constate une relation étroite entre le rapport $\frac{\text{cholestérol}}{\text{acides gras}}$ ou coefficient lipocytique et l'imbibition des cellules par l'eau. Plus le coefficient est élevé et plus les cellules sont imbibées d'eau. Le

rapport lipocytique est donc l'indice d'une propriété des cellules. Une seule exception s'est montrée à cette règle pour le tissu musculaire qui, bien qu'ayant le plus faible coefficient lipocytique, est le plus aqueux. L'explication de cette anomalie fut trouvée dans le fait qu'il ne faut pas tenir compte de tous les acides gras libres, mais seulement de ceux provenant des lécithines. Il suffit de remplacer le coefficient : $\frac{\text{cholestérol}}{\text{acides gras}}$ par celui $\frac{\text{cholestérol}}{\text{lécithines}}$ pour retrouver le même rapport entre le coefficient lipocytique et la teneur en eau ; mais, comme il est très difficile de doser les lécithines, on se contente de faire le rapport : $\frac{\text{cholestérol}}{\text{phosphore lipidique}}$.

Cette relation entre le coefficient lipocytique et la teneur en eau d'une cellule s'explique de la manière suivante : le cholestérol a, comme on l'a dit, la propriété d'absorber d'assez fortes quantités d'eau par imbibition ; les acides gras en combinaison, au contraire, ne se laissent pas imbiber par l'eau. Mais on a montré, depuis longtemps, que le cholestérol et les composés d'acides gras sont solubles l'un dans l'autre et que le mélange d'acides gras et de cholestérol devient pénétrable par l'eau. On s'explique donc que plus un gel protéique mélangé à des composés d'acides gras et de cholestérol contient de ce dernier et plus il s'imbibe d'eau.

Ajoutons que des travaux, anciens et récents, tendent à prouver que la répartition des nucléoprotéides entre le noyau et le cytoplasme obéit également à des lois précises, est une autre constante cellulaire ; c'est, en effet, l'idée essentielle qu'exprime, la notion, exposée antérieurement (cf. p. 247), due à R. Hertwig et précisée par Schaeffer et Mlle Le Breton, du *rapport nucléo-plasmatique*. Enfin, le pH cellulaire ou la réaction du protoplasme, le point isoélectrique des colloïdes protoplasmiques et le rH^2 ou potentiel d'oxydo-réduction du protoplasme, dont nous parlerons plus loin, seraient également des constantes cellulaires.

Il résulte de ces recherches et, en particulier, de celles d'A. Mayer et Schaeffer que les cellules des organismes ne présentent pas toutes au même degré les propriétés qui leur sont communes. Elles ont des propriétés générales qui se retrouvent dans toutes les cellules (ce sont les propriétés protoplasmiques) et des propriétés qui sont en rapport avec leur fonction propre. Les premières ont pour support les constituants qui se retrouvent dans toutes les cellules, les secondes résultent de la proportion variable de ces constituants selon les différents types de cellules. Il existe donc entre ces constituants, pour chaque cellule, des proportiont fixes, dont dépendent l'*équilibre des cellules* et leurs propriétés. Les constantes sont donc les indices de ces propriétés ; ce sont, d'après A. Mayer et Schaeffer, les *indices cellulaires*. On ignore encore les lois qui règlent la proportion des constituants protoplasmiques ; mais A. Mayer et Schaeffer nous en font connaître une, c'est le rapport entre le coefficient lipocytique et la teneur en eau.

CHAPITRE X

DONNÉES GÉNÉRALES SUR LA PHYSIOLOGIE CELLULAIRE

La physiologie cellulaire présente deux aspects différents qui lui sont imposés aussi bien par les problèmes qui forment son objet que par les méthodes par lesquelles elle en fait l'étude. Il y a une physiologie cellulaire établie sur l'étude de la cellule elle-même ; lorsqu'elle se trouve en défaut, la physiologie cellulaire est obtenue en ramenant à l'échelle de la cellule les résultats de la physiologie générale.

Les principaux problèmes physiologiques posés par la cellule sont les suivants :

Voici une cellule en équilibre avec un milieu défini où elle vit. Nous modifions ce milieu. Quelle sera la réponse de la cellule au changement que nous avons produit ? La détermination des *équilibres* d'apparence *statiques*, réalisés dans les diverses conditions où la vie est possible, et aussi la connaissance des réactions qui auront pour conséquence la mort de la cellule, révèlent nécessairement les propriétés physiologiques cellulaires qui jouent dans la vie normale. Ce type d'études donne une importance capitale au microscope ; il nous place presque toujours directement à l'échelle cellulaire.

Voici maintenant une cellule qui vit dans un milieu donné. L'équilibre statique dont nous parlions tout à l'heure, n'est qu'une apparence : chez les êtres vivants, tout équilibre est *dynamique* ; la cellule présente un métabolisme ; elle s'entretient dans ce milieu, c'est-à-dire que de la substance vivante se crée en même temps que de la substance vivante se détruit ; la cellule vivante, l'être vivant, même sans croissance, sont traversés par un flux matériel, amassent et dégradent incessamment de l'énergie. Est-ce le transit de matière qu'on étudie ? Ce sont les méthodes chimiques qui vont prendre le rôle principal. Elles sont les mêmes, sensiblement, qu'il s'agisse de l'organisme humain ou d'une cellule isolée. La gravimétrie, l'emploi de la balance, impose une limite à laquelle s'arrête parfois l'investigation physiologique. La volumétrie abaisse le seuil ; les méthodes physiques plus encore. Mais on n'atteint qu'un ordre de sensibilité bien inférieur à celui qui conviendrait pour travailler à l'échelle cellulaire. C'est donc soit sur des populations de cellules isolées, soit sur des tissus faits d'assemblages de cellules, que porte la recherche. Et de même, si l'on étudie le transit de l'énergie.

Mais il faut maintenant connaître le fonctionnement de la cellule, c'est-à-dire analyser les mécanismes qui y jouent, soit qu'ils réglent cet équilibre dynamique qu'est le métabolisme dans un milieu fixe, soit qu'ils déterminent les variations par lesquelles la cellule réagit aux changements du milieu. Cette analyse emprunte aux deux méthodes précédentes : elle juxtapose l'étude spatiale, microscopique et microchimique, où l'on garde le contact de la cellule, et l'étude physico-chimique dans laquelle on le perd si souvent.

D'où la difficulté principale de la physiologie cellulaire, obligée à juxtaposer des méthodes très diverses et à reconstruire le fonctionnement de son objet par une synthèse qui emprunte beaucoup à la physiologie générale.

I. LA PERMÉABILITÉ CELLULAIRE ET LA RÉALISATION DES ÉQUILIBRES STATIQUES

A. La perméabilité à l'eau. Plasmolyse et turgescence

Un cas particulièrement favorable va nous montrer la réalisation d'un équilibre statique entre la cellule et son milieu. C'est celui que fournit l'étude du mouvement de l'eau.

L'eau dans la cellule ; diverses formes de liaison. — Nous savons que tout tissu végétal, toute cellule isolée contiennent une proportion d'eau considérable. Il y a jusqu'à 2.000 d'eau % de matière sèche dans les cellules d'une feuille de Laitue ou dans celles d'un tubercule de Navet et plus encore sans doute dans une cellule de Spirogyre. A l'autre bout de l'échelle des teneurs en eau, il a encore près de 300 d'eau % secs dans les tissus des Mousses. Chez les unicellulaires, la variation, beaucoup moins ample sans doute, doit atteindre un minimum de l'ordre de celui que fournissent les Mousses.

L'eau est d'ailleurs dans la cellule à des états divers.

Le physico-chimiste distingue différents états de l'eau par rapport aux corps avec lesquels elle entre en contact. La liaison la plus étroite qui soit possible entre l'eau et la matière, est la liaison chimique qui détermine la constitution des hydrates : cette liaison se réalise avec dégagement de chaleur et l'intervention de la chaleur est nécessaire pour séparer les molécules qui la présentent. Il y a ensuite une eau liée aux colloïdes sous des formes assez diverses, depuis les gels réalisés avec les matières imbibables comme l'agar-agar, jusqu'aux sols de particules insolubles qui se trouvent mises en suspension dans l'eau (métaux colloïdaux). Une troisième liaison est fournie par l'eau des solutions des cristalloïdes. Enfin si le milieu comporte une hétérogénéité qui amène à la réalisation de surfaces, on parlera d'une eau d'adsorption qui demeure fortement adhérente aux parois et d'une eau de capillarité que les forces capillaires maintiennent sur les surfaces mouillées.

Il est du domaine de la physico-chimie d'étudier les lois qui régissent la liaison réalisée avec l'eau dans ces divers cas. Une matière donnée présente une affinité pour l'eau qui est une constante caractéristique de cette matière supposée idéalement sèche. L'affinité pour l'eau se manifeste de diverses manières :

Il se produit un dégagement de chaleur aisément mesurable tant que la masse du corps qui est soit susceptible de former des hydrates, soit imbibable, soit mouillable, ne se trouve pas déjà en présence de beaucoup d'eau ; on le vérifiera aisément avec l'acide sulfurique ou avec les substances organiques imbibables, gélatine, caséine, amidon.

La matière contient-elle trop peu d'eau pour que son affinité pour l'eau soit satisfaite, on constate que l'eau déjà incorporée ne manifeste pas une tension de vapeur normale pour la température considérée, mais une tension de vapeur plus faible. Cet abaissement, d'autant plus fort que la teneur en eau est faible, est décelable aussi bien avec les solutions cristalloïdes qu'avec les substances imbibables. On met de même en évidence, par cryoscopie, un abaissement du point de congélation de l'eau.

Enfin l'affinité pour l'eau se manifeste, dans le cas des solutions de cristalloïdes, par les forces osmotiques, évaluables avec précision en atmosphères dans l'osmomètre de Pfeffer.

Ces diverses mesures sont d'ailleurs équivalentes : l'abaissement de tension de vapeur dû à un cristalloïde en solution dans l'eau, exprime la force avec laquelle le cristalloïde dissous retient dans la solution les molécules d'eau qui entourent ses molécules ou ses ions, tout comme la pression osmotique exprime la force avec laquelle le cristalloïde dissous retient dans la solution les molécules d'eau et se trouve par là même susceptible de créer et d'entretenir au-dessus de la membrane semi-perméable une pression hydrostatique constante.

Dans la cellule, on rencontre les diverses formes de liaison avec l'eau : Il y a une eau très fortement liée aux constituants cellulaires auxquels elle s'unit avec un important dégagement de chaleur, car ils ont une affinité pour l'eau de l'ordre de celle qui intervient dans la constitution des hydrates. Il y a une eau d'imbibition qui fait du cytoplasme et du noyau des gels colloïdaux optiquement vides. Il y a dans les vacuoles adultes une eau qui joue principalement le rôle de solvant des cristalloïdes. La membrane enfin est imprégnée d'eau dont l'état physique est difficile à préciser et varie sans doute avec la nature et l'âge de la membrane : eau d'imbibition formant avec la membrane soit un véritable gel, soit une sorte de sol dont les particules sont toutefois liées entre elles ; eau de capillarité même dans une membrane à structure poreuse.

L'équilibre de l'eau dans la cellule. — Présente partout dans la cellule, l'eau se répartit entre les divers constituants, entre les diverses phases, de telle sorte que se trouve réalisé un véritable équilibre : tout porte à croire que la part de l'affinité pour l'eau qui n'est point satisfaite, demeure la même pour le cytoplasme et pour les vacuoles par exemple ; ils se trou-

veraient donc avoir même tension de vapeur, s'il était permis d'en faire la mesure isolément. Introduit-on en un point dans le cytoplasme une quantité d'eau nouvelle, elle se distribue bientôt entre les diverses parties de la cellule et tend à rétablir entre elles l'égalité des affinités actuelles pour l'eau.

Perméabilité à l'eau. 1. L'eau à l'état de vapeur.

Membrane cellulaire et membrane cytoplasmique sont absolument perméables à l'eau.

L'eau peut sortir de la cellule. Elle manifeste sa sortie de la cellule par la tension de vapeur qu'elle développe autour de celle-ci : introduits dans une enceinte où l'atmosphère est sèche, des cellules isolées, un fragment de tissu, une masse de protoplasme nu tel qu'un plasmode de Myxomycète, y déterminent l'apparition d'une tension de vapeur. Tantôt, s'il s'agit de cellules riches en eau, cette tension de vapeur est sensiblement celle de l'eau pure ; tantôt, s'il s'agit de cellules à contenu très concentré, spores, tissus des graines, Mousses ou Lichens à l'état de vie ralentie, la tension de vapeur, toujours décelable, est inférieure à celle de l'eau pure. Comme s'il s'agissait d'une matière inerte, la différence avec la tension de vapeur de l'eau pure, à la même température, exprime l'affinité pour l'eau que présente encore la cellule ou le tissu considéré.

Si on maintient dans l'atmosphère une tension de vapeur fixe, égale par exemple à la moitié de la tension de vapeur saturante, en disposant dans l'enceinte une solution de SO^4H^2 de concentration voulue, l'émission de vapeur d'eau par les tissus riches en eau va se poursuivre jusqu'à ce que leur tension de vapeur devienne celle précisément qu'on a choisie ; quand l'émission de vapeur d'eau cessera, les tissus ou cellules considérés, introduits dans une atmosphère de petit volume, rigoureusement sèche, y développeront une tension de vapeur égale à la moitié de la tension de vapeur saturante. De même des éléments desséchés, où la tension de vapeur d'eau est très basse, introduits dans la même atmosphère à tension de vapeur fixe, s'y chargeront d'eau jusqu'à se mettre en équilibre de tension avec l'atmosphère ; c'est-à-dire qu'introduits alors dans une seconde atmosphère sèche, ils y développeront une tension de vapeur égale à la moitié de la tension de vapeur saturante. Ainsi se réalise dans les deux cas un même équilibre, défini par une tension de vapeur d'eau fixe du tissu ou des cellules considérées. L'obtention de cet équilibre est la meilleure preuve du fait que la cellule est parfaitement perméable à l'eau.

Si l'on cherche à obtenir une déshydratation totale, en présence d'une atmosphère où la tension de vapeur d'eau soit zéro, il reste une faible proportion d'eau, qu'on ne fait partir que par l'action des températures supérieures à 100°. Son existence montre qu'on peut distinguer dans la cellule de l'eau mobile et de l'eau fixe, ou, si l'on veut, de l'eau libre et de l'eau liée ; ces deux derniers termes sont malheureusement pris par les auteurs dans des acceptions tout à fait variables.

Perméabilité à l'eau. 2. L'eau à l'état liquide.

On définit d'ordinaire la perméabilité pour l'eau en plaçant la cellule non pas en présence d'une atmosphère où elle puisse émettre ou puiser de l'eau à l'état de vapeur, mais en présence d'eau ou de solutions de cristalloïdes, avec lesquelles elle réalise des échanges d'eau liquide. Fondamentalement les faits sont les mêmes : une solution saline présente une affinité pour l'eau qui se traduit par l'abaissement que le sel en solution fait subir à la tension de vapeur de l'eau qui le dissout. Une cellule de tension de vapeur donnée, introduite dans une solution dont la tension de vapeur est autre, perd de l'eau ou en prend de manière à ce que les deux tensions de vapeur s'égalisent, c'est-à-dire que les affinités actuelles pour l'eau deviennent égales. Si les tensions de vapeur de la cellule et du liquide sont égales, c'est-à-dire si les affinités pour l'eau sont égales, il n'y a pas d'échanges d'eau entre eux. Les équilibres sont bien plus rapidement réalisés dans un milieu liquide que dans un milieu gazeux ; toutefois les faits, qui permettent une analyse très intéressante, sont à coup sûr plus complexes.

a) *Cellule aquatique. Turgescence et plasmolyse.*

Une cellule d'un végétal aquatique, une cellule de Spirogyre par exemple, est placée, depuis plusieurs heures, dans de l'eau distillée; elle y occupe un certain volume qu'on peut évaluer avec une approximation suffisante. On remplace l'eau distillée par une solution d'un cristalloïde (saccharose, p. ex.) de concentration connue, relativement faible : les dimensions cellulaires diminuent, puis s'arrêtent à une valeur nouvelle qui définit l'équilibre dans le nouveau milieu. La cellule qui avait une forme en tonnelet est devenue un cylindre régulier. Le passage dans une concentration plus forte amène une diminution nouvelle. On peut atteindre de la sorte par tâtonnements une valeur des dimensions de la membrane cellulaire telle qu'une augmentation nouvelle de concentration ne puisse abaisser davantage ces dimensions.

A partir du moment où cette taille fixe du cadre formé par la membrane se trouve atteinte, une augmentation de concentration du milieu liquide détermine un phénomène nouveau, la *plasmolyse* : le protoplasme se détache de la paroi, souvent vers les extrémités de la cellule, là où le cylindre formé par la paroi latérale du filament se raccorde aux cloisons transversales, souvent aussi vers le milieu de la cellule. Pour des concentrations suffisantes, après avoir gardé contact avec la membrane latérale, tandis que ses extrémités se rapprochaient progressivement, le sac cytoplasmique se décolle de la membrane et, le plus souvent rattaché à la paroi par de fins tractus, flotte sous la forme d'une vésicule sphérique à l'intérieur de cette membrane.

Les phénomènes qui se sont produits sont les suivants :

La membrane cellulaire, totalement perméable, se trouve tour à tour

imbibée des liquides aqueux dans lesquels elle baigne, tout comme si on l'y avait plongée étant parfaitement sèche. En effet, si par exemple nous passons la cellule de l'eau pure dans la solution d'un cristalloïde, la diffusion répartit les ions ou les molécules du cristalloïde dans l'eau que la membrane a retenue. Ce changement de composition du liquide qui imbibe la membrane n'influe pratiquement en rien sur les dimensions de celle-ci. Mais à travers la membrane cellulaire, l'eau, puis les solutions de cristalloïdes utilisées, viennent tour à tour au contact du cytoplasme qui, normalement plaqué contre la membrane, forme une couche pariétale continue entourant la vacuole centrale.

Au contraire de la membrane, le cytoplasme, perméable à l'eau comme elle, est, en première approximation, imperméable aux cristalloïdes, autrement dit, il est *hémi-perméable.* Cette propriété régle les phénomènes d'équilibre qui s'établissent entre la cellule et son milieu. Nous avons d'ailleurs deux phénomènes à considérer, concernant l'un le cytoplasme, l'autre le suc vacuolaire.

Le cytoplasme se gonfle en s'imbibant dans l'eau pure ; il se contracte en abandonnant une part de son eau dans les solutions concentrées. Les carpospores de *Lemanea* ont fourni un bon matériel pour une telle recherche. Leurs vacuoles, sphériques et de petite taille, ne forment qu'une part très minime du volume total. Or les carpospores accusent une variation de volume de 40 % environ quand on les passe de l'eau pure dans une solution dont la tension de vapeur soit de 0,95 de la vapeur saturante (solution de pression osmotique égale à 65 atmosphères). Des cytoplasmes plus fluides doivent subir une variation de volume plus forte.

La vacuole surtout change considérablement de volume : isolée du milieu liquide par la couche hémi-perméable que forme autour d'elle le cytoplasme, elle tend à se mettre en équilibre de tension avec le milieu.

Dans la cellule plasmolysée, le suc vacuolaire a même tension de vapeur que le liquide qui baigne la cellule ; le cytoplasme se détachant de la membrane a permis la réalisation d'un équilibre qu'on peut schématiser par l'expression :

Pression osmotique solution = Pression osmotique vacuole.

Dans le cas où la cellule est placée dans l'eau pure, il faudrait que la dilution du suc vacuolaire fut infinie pour égaliser les concentrations ; le volume de la cellule devrait devenir infini. En fait, lorsqu'on parvient à libérer de la membrane cellulaire soit le sac cytoplasmique tout entier, soit un fragment du cytoplasme enfermant une vacuole, on voit se former une bulle sphérique de cytoplasme autour d'une vacuole dont le volume s'accroit jusqu'à faire éclater la paroi frêle qu'elle distend. Normalement la présence de la membrane fixe un terme à l'expansion de la cellule ; elle se laisse d'abord distendre, tandis que la cellule augmente de volume; puis l'augmentation de volume prend fin et un équilibre se trouve établi, plus complexe que dans le cas précédent.

La cellule constitue alors un système qu'on peut schématiser en deux

pressions opposées : 1° une force tend à augmenter le volume de la cellule ; on la nomme force de succion de la cellule ; elle totalise ce qui reste d'affinité pour l'eau non satisfaite aussi bien dans le protoplasme que dans le suc cellulaire ; 2° la membrane cellulaire distendue presse sur le contenu cellulaire et tend à diminuer son volume ; c'est elle qui fait gicler le contenu cellulaire, si on perce la membrane. Elle empêche l'égalisation de la pression osmotique de la vacuole à celle du milieu ; elle permet le maintien dans la cellule d'une pression supérieure. On peut écrire :

Pression osmotique solution = Force de succion de la cellule — Pression de la membrane.

L'existence des deux pressions dont la cellule est le siège, est ce qu'on exprime en disant que la cellule est turgescente. La turgescence se manifeste par la rigidité de la cellule, par la résistance qu'elle oppose à toute déformation. Elle est surtout importante pour la part qu'elle joue dans la statique des végétaux faits de nombreuses cellules et principalement des végétaux aériens.

b) *Cellule d'un végétal aérien.*

Nous avons parlé jusqu'ici de cellules aquatiques ; la même recherche peut être effectuée sur des cellules provenant d'un végétal aérien. Un matériel où la structure cytoplasmique soit plus différenciée et plus apparente permet une étude plus précise. La différence de milieu originel va d'ailleurs permettre, en suivant l'étude faite par Guilliermond, l'obtention de résultats nouveaux.

La pénétration de l'eau dans la cellule est alors plus rapide que dans le cas d'une cellule aquatique. L'augmentation d'imbibition est importante ; le cytoplasme se gonfle et fait hernie dans la vacuole ; les mitochondries deviennent vésiculeuses ; de même les inclusions, les chloroplastes par exemple, s'imbibent et se dilatent ; l'ensemble de la cellule prend une apparence hyaline, qui fait place brusquement à un aspect granuleux caractéristique. Le gonflement est une première altération qui atteint surtout le chondriome, puis le cytoplasme, enfin le noyau ; la coagulation est une seconde altération plus importante, prémortelle. De là deux conclusions ; les cellules des végétaux aériens sont normalement dans un état d'imbibition tel que leur affinité pour l'eau est loin d'être satisfaite ; leur imbibition maxima est incompatible avec le maintien de la vie. D'autre part la membrane s'étend sous l'action de la pression de succion de la cellule jusqu'à réaliser une imbibition exagérée causant la mort. Les différences avec les cellules aquatiques sont les suivantes : une moindre affinité actuelle pour l'eau, une moindre extensibilité de la membrane font que, chez celles-ci, la cellule peut atteindre un état d'équilibre dans l'eau distillée sans que le protoplasme soit amené à une imbibition qui soit préjudiciable.

L'action des solutions des cristalloïdes produit des effets en tout comparables sur les cellules aériennes et sur les cellules aquatiques ; le phéno-

mène de la plasmolyse a les mêmes caractères ; la concentration des vacuoles, la rétraction de l'enveloppe cytoplasmique peuvent aller là aussi jusqu'à la formation d'une ou plusieurs sphères de cytoplasme contenant une vacuole très réduite et plus ou moins fragmentée (fig. 222 ; cf. p. 1024). On peut observer, d'autre part, que dans la vacuole se pro-

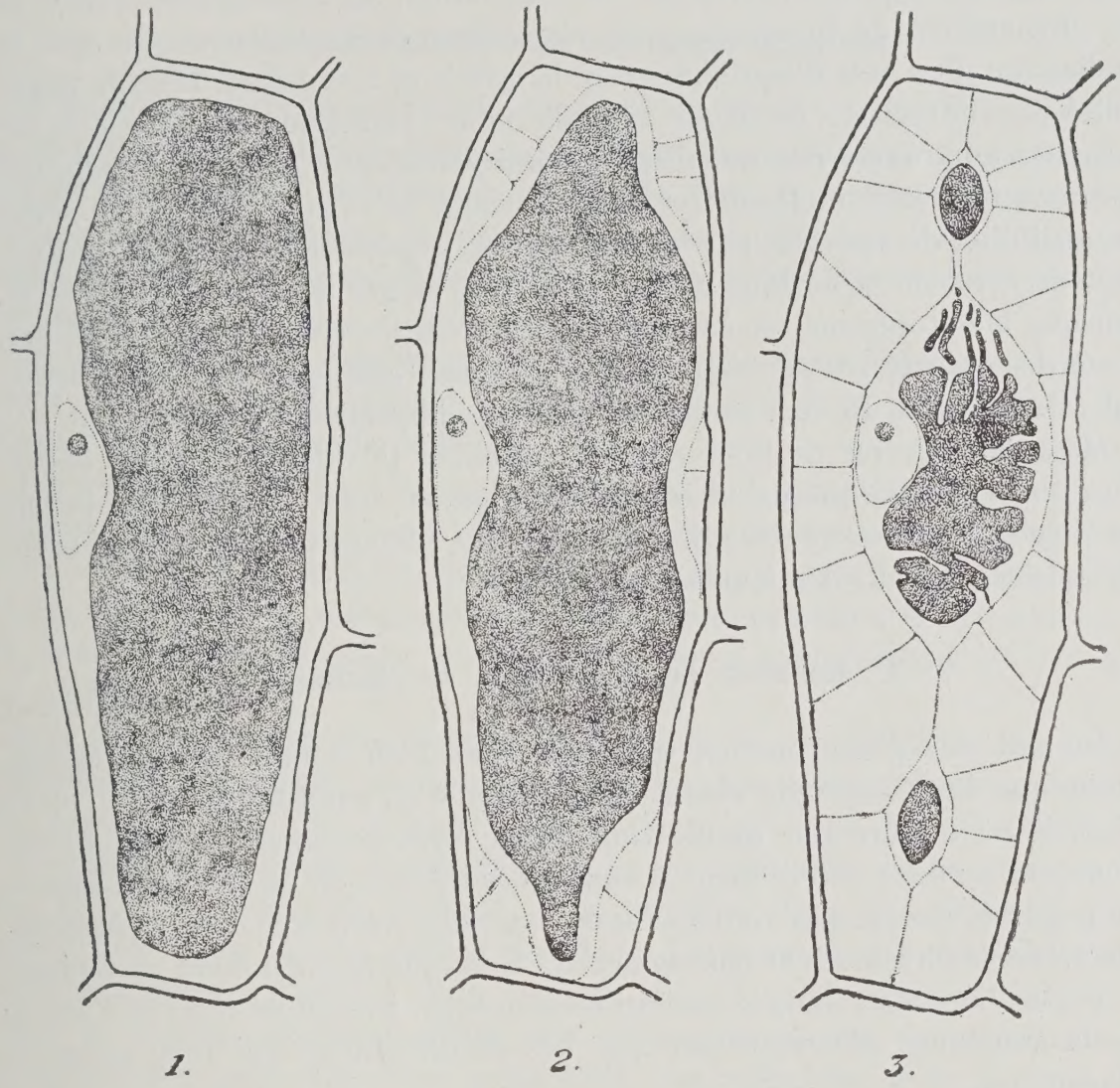


Fig. 222. — Plasmolyse d'une cellule épidermique d'un pétale de Tulipe rouge (demi-schématique ; la vacuole, colorée, *in vivo*, par de l'anthocyane, est figurée en gris). — 1, La cellule à l'état normal. — 2, Début de la plasmolyse ; le cytoplasme se décolle, en cinq endroits, de la paroi cellulosique. — 3, Plasmolyse achevée. Le contenu cellulaire est contracté en trois masses, unies entre elles, et rattachées à la paroi par de fins tractus. Dans la masse principale, la vacuole est cloisonnée par des prolongements myéliniques (d'après Mangenot, 1930).

duisent des précipitations du contenu dissous, que la concentration progressive amène à l'état de saturation ; le noyau diminue de volume ; les chondriosomes paraissent contractés. C'est dans l'ordre suivant : vacuoles et cytoplasme, noyau, chondriosomes, qu'apparaissent les effets de la déshydratation.

Conclusions.

Les phénomènes qu'on vient d'exposer ont été présentés comme la réalisation d'un état d'équilibre sous l'action d'un changement dans la com-

position physico-chimique du milieu. Pour qu'il en soit ainsi, il faut que les modifications ne soient pas trop profondes : une imbibition exagérée peut causer la mort d'une cellule aérienne ; de même une déshydratation trop poussée, conduisant à la condensation en boules du cytoplasme et détruisant la structure cellulaire, est un processus irréversible. Entre deux limites expérimentalement déterminables, la réversibilité existe et les phénomènes de turgescence, de plasmolyse et de déplasmolyse sont la réalisation d'un état d'équilibre entre la cellule et son milieu. D'où la possibilité de s'adresser à la cellule végétale pour étudier les lois *physiques* de l'osmose au travers des membranes hémi-perméables ou pour déterminer les concentrations moléculaires des solutions de cristalloïdes. D'où aussi la possibilité de mesurer, par la recherche de la perméabilité commençante, la concentration osmotique du suc cellulaire, et par là-même de connaître, puisque le cytoplasme est en équilibre d'imbibition avec le suc vacuolaire, deux des caractéristiques importantes de l'état cellulaire. La cellule apparaît, de ce point de vue, comme un système physico-chimique parfait.

Mais deux ordres de faits viennent atténuer la rigueur de cette définition physico-chimique de la cellule. Le premier, c'est la réactivité propre de la cellule ; le second, c'est l'existence d'une perméabilité de la membrane cytoplasmique aux substances dissoutes.

B. Réaction de la cellule à la plasmolyse

On sait que d'une manière générale, aussi bien dans le monde inorganique que dans le monde vivant, tout système en équilibre présente, après rupture d'équilibre par application d'une force extérieure, les modifications qui tendent précisément à supprimer l'action de la force extérieure. Ce principe, énoncé par Le Chatelier, est déjà vérifiable dans le domaine des sciences physiques et chimiques. Il s'applique fréquemment en biologie et particulièrement dans le cas qui nous occupe. La cellule réagit à l'action de la substance plasmolysante par des modifications qui font cesser la plasmolyse.

Cet effet est obtenu par l'élévation de la pression osmotique du suc cellulaire ; il constitue le phénomène décrit et étudié sous le nom d'*anatonose* par Errera et van Rysselberghe. On sait que la pression osmotique est proportionnelle au nombre des molécules dissoutes. Des réactions d'hydrolyse, portant sur des glucides, des protéides, des lipides, ont pour conséquence l'augmentation du nombre des molécules. Par hydrolyse d'une molécule de saccharose ou de maltose, l'efficacité osmotique de ces substances se trouve doublée. Par hydrolyse de l'amidon qui, lui-même insoluble, donne des corps dissous, la pression osmotique du suc cellulaire s'élève rapidement. De la sorte, la cellule se trouve réagir contre la plasmolyse et cette réaction, établie par des recherches chimiques, explique pour une part au moins la régression de la plasmolyse que montre l'examen microscopique de cellules faiblement plasmolysées.

Ce premier phénomène, nous faisant connaître une forme de réaction de

la cellule, étendait nos connaissances vers un domaine physiologique nouveau ; au contraire, le second ordre de faits qui altère la netteté avec laquelle se manifestent les phénomènes osmotiques dans la cellule, nous amène à remettre en question certaines des notions que nous avons admises, pour étudier avec plus de précision la perméabilité aux substances dissoutes.

C. La perméabilité aux substances dissoutes

Le problème de la perméabilité comporte un double aspect : La cellule est plongée dans un milieu liquide contenant des substances dissoutes. A travers la membrane cellulosique, ce liquide vient baigner la surface du protoplasme ou membrane cytoplasmique. Les substances qu'il contient passeront-elles dans le cytoplasme et par son intermédiaire dans le suc vacuolaire ?

Inversement le suc vacuolaire contient des substances dissoutes. Diffuseront-elles dans le cytoplasme et par son intermédiaire jusque dans la solution dont on baigne la cellule ?

A priori la couche cytoplasmique interposée doit jouer dans les deux cas le même rôle physico-chimique ; elle doit fonctionner comme un septum interposé entre deux milieux liquides ; elle doit ou bien donner lieu aux mêmes échanges d'un milieu plus concentré vers un milieu moins concentré, si la perméabilité existe, ou bien s'opposer à tout échange s'il n'y a pas perméabilité.

Bien des cas connus établissent l'existence de la perméabilité : des sels pénètrent dans la cellule : les nitrates, qu'on emploie comme plasmolysants, sont indispensables à la croissance ; ils parviennent donc dans la cellule ; la microchimie les décèle d'ailleurs dans le suc cellulaire ; des sucres peuvent servir de source de carbone : leur présence dans une solution où trempe une feuille étiolée permet à celle-ci d'accumuler, à l'obscurité, de l'amidon dans ses plastes ; enfin on voit les colorants pénétrer dans la cellule et certains réalisent même des colorations vitales. La membrane protoplasmique peut donc être perméable, contrairement à ce que nous avons dû supposer précédemment.

Mais d'autre part la couche cytoplasmique apparaît ailleurs imperméable. Il est facile de montrer qu'elle l'est pour des substances contenues dans la vacuole et qui ne proviennent point du milieu extérieur, mais ont été élaborées dans la cellule ; c'est le cas par exemple des pigments anthocyaniques qui ne diffusent hors de la cellule qu'après sa mort.

On voit dès maintenant la complexité de la question de la perméabilité.

Les degrés de la perméabilité cellulaire. — La perméabilité est différente pour les différents composés chimiques. Overton qui a consacré une série de travaux à l'étude de cette question, a montré qu'un grand nombre de substances organiques pénètrent très facilement dans la cellule ; par exemple l'alcool, l'éther, l'hydrate de chloral, la caféine ; la pénétration rapide de l'alcool jointe à ses propriétés précipitantes légitime

son emploi comme fixateur. L'alcool ne détermine pas de plasmolyse malgré sa grande affinité pour l'eau ; on peut montrer que c'est dû non à ce qu'il aurait une action toxique empêchant la plasmolyse, mais à ce qu'il pénètre très rapidement ; car une solution alcoolique, sans action plasmolysante, manifeste, si on l'additionne de sucre, l'action plasmolysante normale de la solution de sucre qu'on vient de réaliser. Une partie des substances organiques solubles pénètrent beaucoup plus lentement et par là même déterminent une plasmolyse qui est alors plus ou moins passagère. En opérant sur des cellules de Spirogyre, la plasmolyse due au glycol disparaît en 10 minutes, celle qui est due à l'érythrite en 20 heures. L'étude des phénomènes de plasmolyse et de régression de la plasmolyse pour les séries chimiques des substances organiques, conduit à l'établissement de régles pharmacologiques dont l'énoncé sort de notre domaine.

Comme les corps organiques, les sels minéraux se comportent de manières différentes. Les sels du sodium et du potassium pénètrent plus vite que ceux du lithium et beaucoup plus vite que ceux du calcium et du magnésium. De même les nitrates pénètrent plus vite que les chlorures et beaucoup plus vite que les sulfates. Ces faits manifestent des propriétés de la matière plus générales que le phénomène étudié : l'ordre qu'on peut établir parmi les sels minéraux, par rapport à la vitesse de pénétration dans la cellule, est par exemple le même que celui qui concerne l'action exercée par les mêmes sels sur le gonflement de la gélatine (série de HOFMEISTER).

Au total, tandis que la pénétration des substances organiques telles que l'alcool s'effectue avec une vitesse du même ordre de grandeur que la pénétration de l'eau, celle des sels minéraux est beaucoup plus faible : c'est la disproportion entre la vitesse de pénétration des sels minéraux et celle de la sortie de l'eau qui permet la réalisation de la plasmolyse et par suite la détermination de la pression osmotique du suc cellulaire ; entre la cellule et la solution, l'équilibre pour l'eau est atteint avant que la pénétration du sel ait été suffisante pour modifier la composition minérale de la cellule.

Les conditions de l'équilibre. — L'existence de la perméabilité ainsi constatée, nous devons nous demander s'il se réalise, entre la cellule perméable et le milieu où on l'a plongée, un équilibre analogue à celui que nous avons étudié à l'occasion des échanges d'eau.

Et d'abord une cellule placée dans un milieu contenant un sel s'en charge-t-elle jusqu'à réaliser une concentration fixe ? La plupart des études faites sur ce sujet ont porté sur des végétaux aquatiques vivant dans un milieu sensiblement constant et en particulier dans la mer. L'analyse des Algues par exemple, montre qu'on y trouve,mise à part une variation saisonnière en relation avec les phénomènes de croissance, une valeur sensiblement constante pour chacun des éléments dosés dans des échantillons divers d'une même espèce. Il y a donc bien un état d'équilibre définissant le par-

tage d'une substance entre le milieu et la cellule qui s'y trouve plongée, tout comme il existe un équilibre caractérisant le partage d'une substance entre deux milieux non miscibles.

Mais l'Algue entière constitue un ensemble bien hétérogène : membranes, cytoplasmes et noyaux, chondriomes, vacuoles. Un élément chimique peut être fixé électivement par telle ou telle partie de la cellule et la concentration globale n'a qu'un intérêt secondaire. Il est au contraire très suggestif d'établir la comparaison entre les concentrations réalisées dans l'eau de mer d'une part, et d'autre part dans le suc cellulaire dont la faible teneur en substances protéiques doit modifier assez peu les coefficients de solubilité correspondant à l'eau. Les analyses récentes de Brooks sur le suc cellulaire de *Valonia macrophysa* montrent que certains éléments, le chlore par exemple, se trouvent sensiblement à la même concentration dans le suc cellulaire et dans l'eau de mer, tandis que d'autres sont notablement moins abondants (le sodium est 5 fois moins concentré que dans l'eau de mer) et d'autres beaucoup plus abondants (le potassium est concentré 40 fois par rapport à l'eau de mer où il ne joue qu'un rôle secondaire). Il apparaît donc que, de ce point de vue, la cellule ne constitue pas un système physico-chimique simple ; le protoplasme est capable de réaliser des concentrations et dilutions, c'est-à-dire d'entrenir entre le suc cellulaire et le milieu qu'il sépare, un déséquilibre important. Il a une action différente de celle qu'aurait une membrane inerte. Aussi ne saurait-on exagérer l'importance de la notion introduite dans la science par L. Lapicque sous le nom d'*épictèse*. Le protoplasme vivant accomplit un travail osmotique : il crée et maintient dans la vacuole une concentration différente de celle du milieu. La concentration est-elle plus forte ? C'est grâce à un pompage actif des sels contenus dans le milieu. Ce phénomène serait en relation avec le brassage énergique dont le cytoplasme est le siège. Chaque parcelle cytoplasmique vient nécessairement tour à tour au contact du milieu extérieur, puis du suc vacuolaire, toujours plus acide ; elle doit se gonfler quand elle est baignée par le milieu, plus alcalin ; elle se charge d'eau, des sels qui s'y trouvent dissous, des ions (qui seraient d'ailleurs sélectionnés suivant les affinités stœchiométriques du protoplasme) ; elle doit au contraire se contracter au niveau de la vacuole, plus acide, y abandonnant sa surcharge en eau, en sels, en ions ; les sels ou les ions ainsi captés s'accumulent dans la vacuole. Ce travail osmotique, le brassage protoplasmique qui le rend possible suppose une dépense d'énergie. La respiration, dont le rôle profond semble souvent énigmatique, y pourvoirait.

La perméabilité sélective. — De plus toute une série de recherches viennent confirmer une seconde conclusion qui ressortait déjà des exemples précédent : la cellule végétale présente une perméabilité différente vis-à-vis des diverses substances. Autrement dit, il y a une *perméabilité sélective*. Celle-ci se manifeste de manières diverses :

Les sels minéraux dissous sont le plus souvent dissociés à l'état d'ions. La perméabilité n'est pas toujours la même pour l'anion et le cation : une

solution d'un sel neutre peut devenir acide, au contact de cellules perméables surtout pour le cation.

Comparant la perméabilité d'une même cellule vis-à-vis de deux ions de même valence, appartenant à la même série chimique, on voit que ces deux ions n'ont généralement pas le même coefficient de perméabilité.

Enfin la perméabilité pour un ion donné, K ou Na par exemple, ne dépend pas uniquement de la concentration de cet ion ; elle n'est pas la même si la solution constituant le milieu comporte en plus d'autres ions. Et par là s'expliquent plusieurs propriétés des solutions salines. Un sel peut être toxique pour une cellule, s'il est seul en solution ; il manifeste beaucoup moins sa toxicité, si on ajoute à la solution un autre sel modifiant la perméabilité cellulaire à l'égard du premier ; on dit que le second sel a une action antitoxique par rapport au premier : le calcium joue souvent un rôle antitoxique par rapport au sodium. On nomme *solutions équilibrées* ou *solutions balancées* des solutions dans lesquelles l'action toxique de chaque constituant est annulée par la présence des autres : l'eau de mer, les solutions nutritives telles que le Knop peuvent servir de types de solutions équilibrées.

Les phénomènes physico-chimiques et la perméabilité. — Les faits que nous avons étudiés jusqu'ici relèvent pour une grande part de la physico-chimie : la taille des ions, leur mobilité, leur faculté plus ou moins grande de s'hydratiser, c'est-à-dire de s'entourer d'une couche de molécules d'eau que retient à leur surface leur charge électrique, et d'autre part la taille encore hypothétique des pores que présente la membrane cytoplasmique, permettent d'expliquer les différences de pénétration présentées par les divers ions. Il n'est pas jusqu'à la perméabilité sélective qui ne trouve un modèle physico-chimique. Les travaux de P. Girard ont montré qu'un septum interposé entre deux solutions de concentrations différentes et qui ne sont point neutres, est instantanément polarisé et que cette polarisation, résultant d'une fixation d'ions H^+ ou OH^- sur la paroi, ralentit le passage de certains ions à travers celle-ci, réalisant par là-même une véritable sélection.

Enfin Loeb a attiré l'attention des biologistes sur l'importance des *équilibres* de Donnan ; ceux-ci trouvent leur application en physiologie végétale surtout, à l'occasion des membranes cellulosiques au travers desquelles peuvent diffuser les ions cristalloïdes, mais non les ions colloïdes. Or il existe des substances, telles que par exemple l'albumine, qui peuvent se dissocier en un ion cristalloïde et un ion colloïde. Si d'un côté de la paroi se trouve une telle substance et de l'autre un électrolyte ordinaire, il doit s'établir un équilibre dont le type, défini par Donnan, est fondé sur un calcul de thermodynamique ; le mouvement des ions diffusibles au travers de la membrane s'arrête quand, de chaque côté de la membrane, le produit des nombres d'ions diffusibles de charge opposée est égal. On voit que l'équilibre de Donnan peut expliquer la réalisation d'un côté de la membrane d'une concentration supérieure à celle qui se trouve sur l'autre face. Il ne

faut d'ailleurs pas, malgré l'importance que l'équilibre de DONNAN peut avoir en biologie, en imaginer l'application aussi fréquente qu'on le fait parfois.

Les phénomènes biologiques et la perméabilité. — Il nous reste à voir maintenant en quoi la perméabilité dépend de la cellule elle-même et des conditions physiologiques où elle se trouve.

Toute lésion cause une variation de perméabilité. OSTERHOUT a montré par exemple que sous l'action progressive d'agents déterminant une lésion, la résistante électrique des tissus de Laminaire va diminuant, cette variation de résistance étant le témoin fidèle d'une augmentation de la perméabilité. Ce fait ne doit point nous étonner, puisque nous savons qu'à sa mort, le cellule devient totalement perméable : les tissus d'une cerise plongée dans l'eau bouillante laissent diffuser leur pigment anthocyanique qui, dans l'eau froide, la cellule étant vivante, demeurait dans les vacuoles.

Au contraire l'action des anesthésiques s'accompagne d'abord d'une diminution de perméabilité et OSTERHOUT trouve une augmentation de la résistance électrique. Mais ceci n'est vrai que d'une action ménagée pour laquelle la plante n'est point lésée et peut, l'anesthésique disparu, faire retour à l'état normal. Des concentrations plus fortes déterminent une véritable lésion marquée par une augmentation de la perméabilité et une diminution de la résistance électrique. De même la perméabilité cellulaire varie en réponse à l'action de divers facteurs physiques : la température détermine une augmentation de la perméabilité, de même la lumière, l'excitation électrique.

Ce n'est pas ici le lieu d'exposer dans le détail les théories auxquelles l'étude de perméabilité a donné naissance. Nous devons néanmoins rappeler qu'OVERTON portant son attention principale sur la pénétrabilité rapide des solvants des graisses dans la cellule, a émis l'hypothèse qu'il existe bien une membrane protoplasmique, qu'elle est de nature lipoïde, et que son constituant principal est la cholestérine. Mais il ne saurait y avoir une membrane lipoïdique continue, sans quoi ne passeraient point au travers les substances qui ne sont pas solubles dans les solvants des graisses, mais dans l'eau. Aussi a-t-on été imaginer que la membrane serait une mosaïque juxtaposant des particules formées de lipides et d'autres formées de protides... Prenons garde, d'ailleurs, que les modèles physico-chimiques sur lesquels a été fondée la théorie physico-chimique de l'osmose aient imposé à la Science une entité sur la nature de laquelle on a longtemps discuté, sans penser que son existence puisse être mise en doute. Mais, en 1925, L. LAPICQUE a cru pouvoir conclure une revue critique en annonçant la péremption prochaine de la doctrine qui veut le protoplasme recouvert d'une membrane définie et celle-ci semi-perméable. D'autre part, les expériences de microdissection inaugurées par CHAMBERS semblent favorables à l'existence d'une couche protoplasmique différenciée à la surface du protoplasme. Ne serait-ce point simplement une modifica-

tion locale de l'hydrogel protoplasmique, un peu enrichi en lipides par suite du jeu des tensions superficielles et pour laquelle les faits physico-chimiques aujourd'hui connus permettraient d'expliquer aussi bien la perméabilité aux substances solubles dans l'eau qu'aux substances solubles dans les graisses. On doit d'ailleurs se souvenir que la surface cytoplasmique au contact de la vacuole a vraisemblablement même composition et jouit des mêmes propriétés et que, de plus, parfois se trouvent côte à côte dans une cellule des vacuoles dont le contenu soluble est différent, et peut-être aussi les caractères de perméabilité. On se rendra compte ainsi de la complexité des questions de perméabilité qui sont fondamentales en matière de physiologie cellulaire.

II. LE MÉTABOLISME CELLULAIRE ET LA RÉALISATION DES ÉQUILIBRES DYNAMIQUES

La cellule vit, c'est-à-dire que nous ne saurions l'imaginer inerte, réalisant,si elle se trouve dans un milieu constant, un équilibre fait d'immobilité parfaite. Elle présente sans cesse un échange de matière avec le milieu, autrement dit un métabolisme. On peut y distinguer un double courant : des phénomènes chimiques qui peuvent théoriquement se ramener à des phénomènes d'oxydation, ont pour effet de diminuer le potentiel chimique de la cellule, y libérant de l'énergie. C'est la phase *catabolique* ; elle produit des déchets qui sont plus ou moins parfaitement éliminés. D'autres phénomènes chimiques, où dominent des processus de réduction, ont pour effet de rétablir le potentiel chimique de la cellule : c'est la phase *anabolique* par laquelle la cellule recouvre son intégrité. Ces deux séries de processus inverses assurent la réalisation d'un équilibre dynamique dans la cellule vivante.

On ne saurait d'ailleurs chercher des règles précises qui soient communes à toutes les cellules ou seulement à toutes les cellules végétales. La phase catabolique, qui est celle des réactions productrices d'énergie, présente déjà dans le monde végétal d'importantes variations, puisqu'elle comporte à la fois les phénomènes de la respiration et ceux des fermentations. La phase anabolique est beaucoup plus hétérogène encore : elle conduit toujours à la synthèse de matière vivante nouvelle ; mais le point de départ et les étapes parcourues sont toutes différentes ; la cellule verte peut, dans la photosynthèse, prendre pour matière du carbone totalement oxydé (CO^2) et, sans l'engager d'emblée dans des combinaisons quaternaires, lui faire, sous la forme de réserve hydrocarbonée, accomplir un premier stage préparatoire à son assimilation comme matière vivante nouvelle. Ailleurs, chez des parasites, c'est une matière vivante déjà qui doit servir de point de départ et apporter des éléments faciles, puisque presque directement utilisables, pour les synthèses indispensables. Ce seront donc seulement les modalités principales suivant lesquelles s'effectuent les échanges de matière et d'énergie que nous allons rencontrer ici. Il s'agit là d'ailleurs fon-

damentalement d'une étude de physiologie générale dont les conclusions sont appliquées à la cellule.

A. Étude d'ensemble du métabolisme. Dégradations et synthèses. Substances de réserve.

1. La phase catabolique : Les réactions productrices d'énergie.

Ce sont les phénomènes de la respiration et des fermentations.

a) *La respiration.* — C'est un phénomène fondamental des êtres vivants, consistant en une absorption d'oxygène et une émission de CO^2. Découverts par Lavoisier chez les animaux, ces échanges gazeux sont retrouvés par de Saussure chez les végétaux placés à l'abri de la lumière. Ils ne sont d'ailleurs pas le fait de l'organisme considéré comme un tout, mais celui des tissus ; il sera donc naturel d'y reconnaître plus tard un phénomène cellulaire.

Boussingault attaque par un autre biais l'étude du même phénomène : ses analyses élémentaires de matières végétales respirant montrent que la perte de poids qui accompagne la respiration porte sur le carbone, l'hydrogène, l'oxygène. Ses successeurs établissent qu'il s'agit presque exclusivement d'une combustion de sucres et surtout de glucose ; on en vient à schématiser la respiration par la formule :

$$C^6H^{12}O^6 + 6\ O^2 = 6\ CO^2 + 6\ H^2O$$

Mais, réalisée hors de l'organisme, une telle combustion dégage de la chaleur ou mieux libère de l'énergie. On écrit donc :

$$C^6H^{12}O^6 + 6\ O^2 = 6\ CO^2 + 6\ H^2O + 674\ Cal.$$

On sous-entend par cette formule, quand on pense à la respiration, qu'il y a non seulement libération d'énergie qui pourrait se dissiper totalement sous forme de chaleur sans servir à rien, mais libération d'énergie dans un système physico-chimique susceptible d'utiliser, pour accomplir les phénomènes de la vie, une part au moins de cette énergie libre.

Ainsi l'étude de la respiration se présente à la fois sous trois aspects : échanges gazeux, métabolisme du matériel respiratoire, problème énergétique.

La respiration cellulaire est variable. Elle est sous la dépendance immédiate des conditions cellulaires et des conditions de milieu : elle varie avec l'âge de la cellule, avec sa teneur en eau, avec sa composition chimique et surtout sa richesse en matériel respiratoire. Elle varie aussi avec la température (en moyenne elle double pour une variation de 10°), avec la teneur du milieu en oxygène, et, s'il s'agit d'un milieu liquide, avec sa teneur en substances nutritives et avec son pH.

Malgré la simplicité des formules données plus haut et qui ne sont qu'un schéma des oxydations respiratoires, la respiration apparaît comme un phénomène complexe :

1. Et d'abord la formule qui envisage l'oxydation totale du glucose, impose, si elle épuise le phénomène respiratoire, une égalité des volumes de l'oxygène consommé et de l'acide carbonique produit. Autrement dit le quotient respiratoire :

$$\text{Q. R.} = \frac{\text{Volume de } CO^2 \text{ dégagé}}{\text{Volume d'}O^2 \text{ consommé}}$$

doit être égal à 1. Or, expérimentalement, ce Q. R. est assez variable, oscillant souvent autour de 1, s'abaissant parfois jusqu'à 0,60 (ce qui peut s'expliquer par combustion non plus de glucose, mais de lipides ou même de protides), s'élevant parfois jusqu'à 1,20 (ce qui implique sans doute d'autres phénomènes que de simples oxydations). Il est donc vraisemblable que souvent il y a plusieurs espèces de substances attaquées, « métabolisées », simultanément, et peut-être la même suivant des processus différents, au cours des échanges gazeux que nous désignons comme respiration.

2° D'autre part la complexité du phénomène respiratoire se révèle à d'autres signes. La respiration d'une culture de *Sterigmatocystis nigra* peut être abaissée presque au dizième de sa valeur par inanition, c'est-à-dire si on remplace par de l'eau distillée la solution nutritive sur laquelle elle se développait. Les oxydations qui se poursuivent alors sont comme le témoignage de l'état de vie où le tissu s'entretient ; on pourra penser qu'elles réalisent la libération d'énergie permettant l'entretien de la vie dans les cellules vivantes. Sur une solution nutritive riche en glucose, les oxydations sont beaucoup plus importantes ; mais alors la plante croît activement. Il apparaît donc que nous réunissons sous le même nom de respiration deux phénomènes dont l'un est à coup sûr en relation étroite avec les synthèses qui se jouent dans le végétal en croissance, et où le sucre du milieu semble fournir directement le matériel oxydable ; dont l'autre ne se trouve peut-être lié qu'à l'entretien dont la cellule vivante est le siège et porte nécessairement sur des matériaux constitutifs de cette cellule vivante.

b) *La fermentation.* — Lorsqu'on pense à la cellule végétale, dans sa généralité, le terme fermentation prend un sens parfaitement défini. Soustrayons les cellules à l'action de l'oxygène ambiant : nous assisterons encore à un dégagement de CO^2, que les cellules vivantes soient des Levures plongées dans un moût sucré dont elles déterminent la fermentation alcoolique, ou que ce soient des cellules d'un tissu quelconque, placé dans un gaz inerte, chez lequel la production de CO^2 doit nécessairement être rapportée à la dégradation d'un constituant chimique du tissu. Pasteur, Lechartier et Bellamy, puis plus tard Matruchot et Molliard, ayant établi l'existence de la fermentation alcoolique, c'est-à-dire l'apparition d'alcool, dans les tissus riches en glucose des plantes supérieures placées à l'abri de l'air, il est devenu légitime de représenter le phénomène de fermentation là aussi par la formule :

$$C^6H^{12}O^6 = 2\ C^2H^5OH + 2\ CO^2$$

Si l'on ajoute que la fermentation libère de l'énergie (25 calories pour une molécule de glucose fermentée), on voit que, aussi bien par le dégagement de CO^2 que par la nature du matériel métabolisé et par la libération d'énergie, on peut établir une comparaison entre respiration et fermentation.

Nous avons indiqué précédemment que les réactions productrices d'énergie peuvent théoriquement se ramener à des phénomènes d'oxydation ; voici ce qu'il faut entendre par là. Envisageons une molécule de glucose : elle a besoin d'une certaine quantité d'oxygène extérieur pour réaliser l'oxydation totale de son carbone et de son hydrogène. Au cours de la fermentation, une partie du carbone de la molécule se trouve libérée à l'état totalement oxydé ; aussi le reste de la molécule est-il très appauvri en oxygène ; ce reste est donc plus réducteur que le corps dont on est parti ; la fermentation comporte donc à la fois, théoriquement, une oxydation et une réduction. Si nous pensons à la fermentation en tant que libératrice d'énergie, c'est évidemment à l'oxydation interne que nous devons rapporter cette libération ; au contraire l'obtention d'une substance réductrice absorbe de l'énergie ; elle n'est possible d'ailleurs que parce que l'énergie due à l'oxydation est supérieure à celle qu'absorbe la formation de l'alcool. La faible quantité d'énergie libérée par une molécule de glucose fermentant s'explique par là-même. Elle est la différence entre deux grandeurs.

c) *Relations entre la respiration et la fermentation.* — Les deux phénomènes respiratoire et fermentaire se développent en somme parallèlement l'un à l'autre, en présence ou en l'absence de l'oxygène. Ils se réalisent aux dépens des mêmes substances ; ils produisent également du CO^2 ; ils libèrent tous deux de l'énergie. On est bien tenté d'imaginer un lien entre eux.

α) *La fermentation sous-jacente à la respiration.* — En 1875, ayant montré l'existence d'un dégagement anaérobie de CO^2 par les tissus animaux, Pflüger forme l'hypothèse qu'il n'y a rien là de pathologique, que le dégagement de CO^2 en l'absence d'oxygène est la première phase nécessaire de la respiration en présence d'oxygène. Il admet que cette première phase, manifestée extérieurement par un dégagement de CO^2, laisse dans le tissu des substances labiles dont la formation a été intramoléculaire. Ce seraient ces substances que, dans la deuxième phase de la respiration, l'oxydation par l'oxygène libre dégraderait totalement à l'état de CO^2 et d'eau. Il n'y aurait pas en somme fermentation et respiration, mais respiration anaérobie et respiration aérobie.

La théorie de Pflüger a été portée dans le domaine de la physiologie végétale par Pfeffer qui pensa pouvoir établir d'une manière très simple le lien entre respiration aérobie et fermentation. Le premier temps de la respiration serait purement et simplement la fermentation alcoolique du glucose contenu dans le tissu ; la substance labile formée serait l'alcool.

$$C^6H^{12}O^6 = 2\ CO^2 + 2\ C^2H^5OH$$
$$2\ C^2H^5OH + 6\ O^2 = 4\ CO^2 + 6\ H^2O$$

La preuve semble facile. Deux lots égaux de tissus aussi comparables que possible sont placés, l'un dans l'azote — il n'accomplit que la première phase de la respiration —, l'autre dans l'air — il oxyde de plus les substances labiles.

Le premier devra fournir 2 CO^2, le second 6 CO^2. Le rapport :

$$\frac{I}{N} \text{ ou } \frac{CO^2 \text{ dû à la respiration intramoléculaire ou anaérobie}}{CO^2 \text{ dû à la respiration normale}}$$

devra être égal à 0,33. L'expérience répond tout autrement : la majeure partie des valeurs est comprise entre 0,7 et 0,9. Il faut abandonner l'hypothèse de Pfeffer.

A moins qu'on ne pense, avec un de ses élèves, Wortmann, trouver une échappatoire en recourant à une hypothèse : les substances labiles formées dans le tissu subissent bien une oxydation, mais celle-ci n'occasionne pas une sortie de CO^2 supplémentaire. La première phase est la fermentation alcoolique :

$$3\ C^6H^{12}O^6 = 6\ CO^2 + 6\ C^2H^5OH\ ;$$

la seconde phase est une resynthèse de glucose à partir de l'alcool :

$$6\ C^2H^5OH + 6\ O^2 = 2\ C^6H^{12}O^6 + 6\ H^2O\ ;$$

au total on a bien :

$$C^6H^{12}O^6 = 6\ CO^2 + 6\ H^2O.$$

La fermentation dégage 6 CO^2 ; la respiration de même ; le quotient $\frac{I}{N}$ doit être 1. En fait il est le plus souvent de peu inférieur à ce nombre.

Mais on dispose sans doute d'un contrôle possible. Si, après un temps d'anaérobiose subi par un tissu, la recherche chimique des substances labiles oxydables y est presque impossible, ne peut-on mettre en évidence leur existence par leur oxydation au moment où on ramène le tissu à l'air ? En fait la consommation d'oxygène est alors généralement plus forte que la consommation normale, manifestant qu'aux oxydations normales en présence d'oxygène s'ajoutent bien des oxydations complémentaires qui brûlent les substances oxydables dues à l'anaérobiose. Mais il faudrait, aussi bien pour Wortmann que pour Pfeffer, que ces oxydations complémentaires consomment autant d'oxygène qu'en eût consommé la respiration normale, c. a. d, autant qu'il y a eu de CO^2 dégagé en anaérobiose. Or jamais ceci ne se vérifie, et à beaucoup près. De plus, ces oxydations complémentaires amènent une production de CO^2 qui contredit la deuxième formule de Wortmann. Il semble donc impossible de soutenir que la fermentation soit le temps préparatoire de la respiration.

β) *Fermentation et respiration sans liens entre elles.* — A cette théorie s'en oppose une d'après laquelle respiration et fermentation n'auraient pas de lien direct. Ce sont deux procédés d'attaque des mêmes glucides, indépendants l'un de l'autre. Mais on a manifesté, dans leur interprétation, deux attitudes d'esprit.

La résistance à l'asphyxie. — L'une, qui vicarie la respiration par la fermentation, a connu plus de vogue autrefois qu'aujourd'hui ; elle s'est marquée avec force dans la théorie à coup sûr finaliste qui a désigné les échanges des tissus en anaérobiose comme une résistance à l'asphyxie. La matière vivante a besoin d'énergie ; n'en trouvant plus dans le phénomène respiratoire, aboli par l'absence d'oxygène, elle en cherche en recourant à la fermentation. Ramenés à l'air, les tissus reprennent leur condition de vie normale, leur respiration, et la fermentation cesse.

Les théories actuelles. — L'autre attitude fait de la respiration et de la fermentation deux phénomènes indépendants, susceptibles de se superposer dans le même tissu. Elle a trouvé son expression, voici longtemps, dans les publications de Mazé ; d'après lui, la fermentation a lieu normalement en aérobiose comme en anaérobiose ; les produits de fermentation sont réutilisés, si on est en présence d'oxygène.

Plus récemment Meyerhof a développé la même idée. Les recherches faites par lui sur la Levure de bière, étendues par Genevois aux plantes supérieures, ont permis de construire un schéma qui envisage côte à côte dans les échanges aérobies, trois réactions :

1° La fermentation des glucides, réalisée d'ailleurs aussi bien en aérobiose qu'en anaérobiose, avec des intensités différentes toutefois.

2° La respiration, combustion lente de molécules organiques par l'oxygène de l'air.

3° Une seconde réaction utilisant l'oxygène de l'air, dite réaction de Pasteur-Meyerhof ; elle opère une resynthèse de glucides aux dépens surtout des produits de la fermentation ; elle diminue par là-même d'autant la fermentation en aérobiose.

Tout dernièrement, André Mayer, Plantefol et leurs collaborateurs ont repris cette question. Ils ont fait successivement, sur les mêmes échantillons de tissus, l'étude des échanges respiratoires dans des atmosphères à tensions d'oxygène échelonnées, puis l'étude des oxydations complémentaires qui s'ajoutent aux oxydations normales, lors du retour de ces tissus à l'air normal. Ils ont été conduits aux conclusions suivantes :

Il n'y a pas, quand l'anaérobiose cesse, une fixation d'oxygène qu'on puisse rapporter à une resynthèse de glucides. On constate au contraire l'oxydation de substances labiles oxydables, analogues à celles qu'imaginait Pflüger, déterminant une sortie de CO^2 du même ordre de grandeur que l'absorption d'oxygène, quoique toujours plus faible qu'elle. Ainsi la fermentation laisse dans la cellule des déchets que l'oxygène fait disparaître et dont l'oxydation n'a rien à voir avec le phénomène respiratoire normal. Le seul rapport entre respiration et fermentation, c'est que les deux phénomènes portent sur les mêmes substances et surtout les glucides. Toute molécule de glucose est dans la cellule sollicitée de s'engager dans deux réactions différentes : elle présente une certaine affinité pour l'oxygène de l'air et tend à subir la combustion lente qui caractérise le phénomène respiratoire ; elle peut aussi entrer en réaction avec les éléments du tissu, nous verrons plus loin ce que cela signifie, et subir le phénomène fer-

mentaire. La part attribuée à chacune de ces réactions semble expérimentalement se révéler conforme au principe du travail maximum : il n'y a que respiration — elle libère beaucoup plus de calories que la fermentation — tant que l'oxygène est présent en quantité suffisante. Quand la tension de l'oxygène va baissant, la fermentation ne tarde pas à apparaître, même alors que l'oxygène est à tension encore notable dans le milieu ; les molécules non sollicitées par l'oxygène, qui est maintenant en quantité insuffisante à l'intérieur de la cellule, satisfont à la sollicitation par les éléments du tissu et fermentent. Il y a lieu de remarquer d'ailleurs que les substances oxydables auxquelles elles donnent naissance, présentant une affinité pour l'oxygène supérieure à celle du glucose, les oxydations complémentaires qu'elles déterminent se réalisent bientôt de préférence à l'oxydation du glucose. Il y a donc un moment où, en présence d'une tension d'oxygène encore notable dans l'atmosphère, la respiration se trouve totalement arrêtée ; les oxydations qui se produisent sont uniquement les oxydations complémentaires liquidant la fermentation — laquelle constitue alors l'échange gazeux essentiel du tissu.

On voit qu'au total les réactions productrices d'énergie qui se déroulent dans la cellule semblent susceptibles d'interprétations diverses et qu'elles légitimeront encore de nombreux travaux.

d) *Ordre de grandeur des phénomènes.* — Il va de soi que les réactions productrices d'énergie peuvent difficilement être étudiées à l'échelle cellulaire. Malgré l'importance du métabolisme auquel elles peuvent correspondre — la respiration, à 20°, brûle en une heure une quantité de matière qui est de l'ordre de 1 pour 1.000 de la masse sèche chez les tissus végétaux — on conçoit qu'il est difficile d'atteindre directement la respiration d'une cellule et d'en suivre les variations. Aussi, malgré l'emploi possible des microméthodes, est-on obligé d'opérer au moins sur des fragments de tissu ou sur des populations de cellules. Le métabolisme respiratoire et fermentaire peut donc fournir le type des phénomènes cellulaires dont l'étude doit être empruntée par la physiologie cellulaire à la physiologie des organismes ou des tissus.

e) *Les protides dans la phase catabolique.* — Nous avons envisagé jusqu'ici qu'aussi bien respiration que fermentation portaient sur un seul matériel, à savoir les glucides contenus dans la cellule. Ce sont en effet les métabolites essentiels. Mais non les seuls. S'il en était autrement, la masse protidique qui semble la plus caractéristique de la matière vivante, échapperait par elle-même au métabolisme, et n'offrirait sans doute que le support sur lequel s'accompliraient les oxydations cellulaires. Au contraire, les protides participent également, en proportion relativement moindre que les glucides, au métabolisme cellulaire ; c'est pour une part au fait qu'ils sont également attaqués par la respiration, que les quotients respiratoires normaux sont souvent inférieurs à l'unité ; d'autre part, après un séjour prolongé à l'obscurité, tous les glucides que contiennent les parenchymes chlorophylliens d'une feuille de Vigne par exemple, sont brûlés ; la respiration se produit alors aux dépens des protides, car on voit

diminuer progressivement la teneur de ces tissus en protides coagulables, tandis qu'un dégagement de gaz ammoniac mêlé au CO^2 émis par la respiration, témoigne qu'il y a bien eu destruction de matières protidiques. Glucides, lipides et protides semblent donc susceptibles d'être détruits au cours des réactions productrices d'énergie. Mais nous sommes encore mal renseignés sur la part qui revient à chacun dans le métabolisme normal.

2. La phase anabolique. Les réactions synthétisantes.

Le métabolisme cellulaire comporte une seconde phase, la phase anabolique, caractérisée par la réalisation de synthèses. Au contraire des dégradations, qui sont essentiellement des oxydations, les synthèses ont surtout la valeur de réductions.

a) *L'assimilation chlorophyllienne.* — Le type essentiel des synthèses réalisées par la cellule végétale est fourni par la formation de la molécule hydrocarbonée dans la cellule chlorophyllienne, à partir de l'acide carbonique. Le CO^2, déchet de l'activité de tous les êtres vivants, déchet des combustions au cours desquelles sa formation est libératrice d'énergie, est une substance totalement oxydée, ne présentant plus aucune valeur énergétique. Il est réintroduit dans le cycle de la matière vivante par la cellule verte, la chlorophylle associant son action à celle du cytoplasme dans cette synthèse, qui emprunte également à des corps minéraux, et principalement à l'eau, l'oxygène et l'hydrogène indispensables. La photosynthèse s'accompagne du dégagement d'un volume d'oxygène égal au volume d'acide carbonique utilisé. On peut donc représenter schématiquement le phénomène chlorophyllien par la formule :

$$6\ CO^2 + 6\ H^2O = 6\ O^2 + C^6H^{12}O^6$$

Cette réaction absorbe nécessairement une grande quantité d'énergie; les 674 calories qui sont libérées par la réaction inverse. On a fréquemment tenté d'en obtenir la réalisation *in vitro* en exposant des solutions d'acide carbonique à l'action de sources d'énergie diverses, sans avoir atteint jusqu'ici de résultats positifs certains. Mais on ne peut manquer de rapprocher du besoin d'énergie qu'établit le calcul thermochimique, l'obligation où l'on est de placer la cellule verte à la lumière pour que les synthèses soient possibles. C'est donc l'énergie solaire absorbée par la cellule, et sans doute surtout par le pigment vert des chloroplastes, qui fournit l'énergie nécessaire à la réduction de l'acide carbonique. La cellule verte apparaît comme un récepteur de l'énergie solaire et un transformateur de cette énergie en énergie chimique utilisable par la cellule vivante.

b) *Chimiosynthèse des glucides.* — On sait d'ailleurs qu'indépendamment de cette photosynthèse des glucides, on a découvert des cas infiniment plus rares de chimiosynthèse où la source d'énergie nécessaire à la réduction de CO^2, est fournie par une réaction exothermique. C'est ainsi par exemple que des Bactéries sulfureuses, croissent — c. a. d. forment des substances

ternaires, puis de la matière vivante — sur une solution minérale contenant comme seule source de carbone des carbonates ; mais il faut que le milieu leur offre de l'acide sulfhydrique H^2S et de l'oxygène. L'oxydation de H^2S s'effectue suivant la formule :

$$H^2S + O = H^2O + S$$

livrant une quantité d'énergie, utilisée par la Bactérie à la réduction d'une certaine quantité d'acide carbonique et à la synthèse des glucides. De même d'autres oxydations permettent des chimiosynthèses toutes comparables : l'oxydation de l'ammoniaque par les Bactéries nitreuses, l'oxydation des nitrites par les Bactéries nitriques permettent à ces organismes une nutrition carbonée autotrophe où l'énergie lumineuse ne vient jouer aucun rôle. Ces Bactéries utilisent une forme d'énergie chimique du monde inorganique pour réaliser une forme d'énergie chimique utilisable par la cellule vivante.

c) *Synthèse des protides.* — La synthèse des matières protidiques relève sans doute de lois énergétiques analogues : on sait que l'azote pénètre dans la plante chlorophyllienne sous la forme de nitrates, qu'il s'y trouve généralement réduit à l'état d'ammoniaque ; on pense — c'est encore une hypothèse, mais bien des faits parlent en sa faveur — que l'on peut passer ensuite de l'ammoniaque aux acides aminés ; en effet l'ammoniaque peut donner des acides aminés en se combinant à des acides organiques α-cétoniques, et on sait que de tels acides se forment dans la plante aux dépens des sucres. On peut enfin, des acides aminés, et particulièrement de l'asparagine qu'on trouve en abondance dans les sucs des organes en voie de croissance active, passer aux protides les plus complexes. Il est frappant de constater que, comme au cours de la photosynthèse des glucides, à un degré moins absolu toutefois, la lumière se trouve jouer un rôle ici. Elle est un activant important de la synthèse des protides, comme si elle fournissait une part de l'énergie nécessaire. Mais souvent à l'obscurité, la synthèse de protides peut être aussi active qu'à la lumière, si le tissu contient une grande quantité de glucides ; il semble que ceux-ci puissent, par une oxydation dont nous préciserons la nature, fournir alors une énergie qui est, dans d'autres cas empruntée à l'action de la lumière.

3. La fonction de réserve.

Substance vivante et métabolites. — L'étude du métabolisme que nous avons dû conduire d'une manière un peu schématique, pour en révéler les principaux aspects, nous a fait rencontrer surtout dans la cellule deux ordres de substances chimiques :

Les unes, protides complexes de nature colloïdale, sont le type le plus net de la matière vivante ; elles paraissent au biochimiste comme le terme ultime des synthèses qui se produisent dans la cellule ; c'est leur conservation qui caractérise l'entretien de la vie, leur augmentation qui caractérise la croissance ; nous verrons enfin en étudiant les mécanismes des actions

cellulaires que ces substances apparaissent au physiologiste comme le régulateur de toutes les réactions : une matière morte ne présente plus de réactions, d'oxydations par exemple, qu'en raison de ce qu'elle contient de ces protides inaltérés ; et encore ses réactions sont-elles beaucoup plus lentes.

D'autres substances, chimiquement très simples, souvent ternaires (C. H. O.), solubles dans l'eau qui imbibe toute matière vivante, sont capables de jouer des rôles très divers : elles prennent naissance au cours de synthèses qui constituent le flux de matière le plus important au travers de la cellule verte ; partiellement oxydées et pourtant éminemment oxydables, elles sont au premier chef les sources d'énergie offertes à la cellule, et la plus grande part subit le destin d'être détruite par les oxydations respiratoires ; une part fournit des matériaux pour la construction des molécules complexes de la matière vivante. Leur rôle divers, caractérisé par leur instabilité relative dans le milieu cellulaire, par les transformations qu'elles y présentent, leur mérite le nom de métabolites ; le glucose en est le type.

Mais la cellule contient encore deux groupes de substances chimiques dont l'importance est d'ailleurs diverse :

Les produits de déchet. — Les unes sont des déchets : les produits principaux des dégradations cellulaires, CO^2, H^2O, qui sont les plus abondants par leur masse, n'encombrent point la cellule et s'éliminent à l'état de gaz ou de vapeur dans l'atmosphère qui entoure les cellules aériennes, à l'état liquide ou dissous dans l'eau qui baigne les cellules aquatiques. Au cours des réactions secondaires du métabolisme naissent toutefois des corps qui demeurent dans la cellule ; ils sont incapables d'y avoir aucune évolution ultérieure ; leur énergie, s'ils en renferment encore, n'est pas libérable par la matière vivante qui les a formés ; de plus ils ne peuvent diffuser dans le milieu — aérien ou même aqueux — qui entoure la cellule, parce que le protoplasme et la membrane leur sont imperméables ou qu'ils sont insolubles dans le milieu ambiant. Parmi ces déchets, on peut citer des cires, des résines, des phytostérines, souvent isolées en gouttelettes au sein du cytoplasme ; c'est le cas aussi des solutions ou précipités de certains tannins qui encombrent des vacuoles tannifères, des cristaux d'oxalate de calcium accumulés dans de nombreuses cellules.

Les produits de réserve. — Aux déchets s'opposent les produits de réserve dont la présence caractérise une phase du métabolisme cellulaire, une fonction de la cellule.

Dans la cellule verte, le métabolisme des synthèses est essentiellement discontinu. Par là-même, cette sorte d'équilibre dynamique que nous avons évoqué, dans lequel, théoriquement au moins, les phases anabolique et catabolique se compenseraient presque, à chaque instant, prend un caractère bien aléatoire. En fait, les discontinuités qui se produisent dans les phénomènes de synthèse, se trouvent palliées par la constitution de réserves, grâce auxquelles la cellule est en état de régler d'une façon à peu près constante la composition de son milieu interne ainsi que le flux des réactions productrices d'énergie.

On ne connaît pas de cellule absolument privée de substances de réserve.

Nous avons vu quelle est la diversité de celles-ci en étudiant les formations paraplasmiques ; diversité d'origine, puisqu'on doit distinguer des substances élaborées par les plastes et des substances élaborées par le cytoplasme et accumulées hors de celui-ci, soit dans les vacuoles qui se différencient en lui, soit sur la membrane dont il s'entoure; diversité de nature, puisque nous trouverons également des hydrates de carbone (sucres, amidon et glycogène, celluloses), des lipides (graisses : huiles et beurres), des protides (vacuoles protidiques solidifiées sous la forme de grains d'aleurone); diversité d'état physique, puisqu'il y a des substances dissoutes dans les vacuoles à contenu aqueux, des inclusions solides, soit élaborées comme telles, soit provenant de vacuoles desséchées, des gouttelettes lipidiques formant nécessairement des inclusions dans une phase à laquelle elles ne sont pas miscibles.

Un exemple : l'amidon. — L'énumération précédente n'a pour but que d'établir la généralité de la fonction de réserve. Les caractères de cette fonction vont nous être révélés par la considération d'un des cas les mieux connus, celui de l'amidon, qui est le produit de réserve le plus typique des végétaux. On sait qu'il constitue des grains dont la forme est particulière à l'espèce végétale qui lui a donné naissance. Ces grains ne sont pas formés d'un seul corps chimique défini : un traitement convenable par une solution de soude, suivi d'une neutralisation, permet de séparer deux groupes de substances : on nomme amyloses des substances qui donnent avec l'eau bouillante des solutions colloïdales ; amylopectines, des matières qui, sans entrer en solution dans l'eau bouillante, se gonflent par son action. Morphologiquement, il semble que le grain d'amidon soit formé d'une masse centrale d'amyloses dans une enveloppe assez mince d'amylopectines. Les amyloses qui constituent la part principale du grain et qu'on isole sous le nom d'amidon soluble pur, sont des polymères d'un ose. Les recherches récentes de Karrer et d'Irvine, qui ont trouvé dans l'emploi de la méthylation un procédé d'analyse nouveau pour l'étude des glucides, nous laissent encore dans un état d'incertitude quant à leur formule : l'élément qui subirait la polymérisation serait un diholoside, un anhydride du maltose, $C^{12}H^{20}O^{10}$ ou anhydromaltose ; la polymérisation ménerait à la constitution d'une substance à formule développée non pas en une chaîne comme on l'a cru longtemps, mais fermée en formule cyclique et unissant seulement un petit nombre de molécules $C^{12}H^{20}O^{10}$; Karrer par exemple suppose qu'il s'agirait de 2 ou 3 molécules seulement. Les amylopectines sont à coup sûr plus compliquées. Elles semblent être des éthers phosphoriques du produit de polymérisation d'un triholoside.

Caractères principaux des produits de réserve. — Ainsi, d'après l'exemple choisi, les molécules du produit de réserve nous apparaissent d'abord comme des ensembles complexes résultant d'une condensation de molécules relativement simples, que l'étude analytique parvient à mettre en évidence. Il semble toutefois certain que l'agencement des éléments moléculaires qui leur donnent naissance, n'est pas une simple juxtaposition de molécules comportant les seules libérations de valences nécessaires à leur

accrochage ; la synthèse des matières de réserve s'accompagne souvent d'un remaniement des liaisons de la molécule. On peut aisément imaginer lequel des métabolites élaborés par la cellule est susceptible d'être l'origine de la substance de réserve : pour l'amidon, il s'agit à coup sûr du glucose, mais une élimination d'eau est nécessaire : de toutes manières, la synthèse des matières de réserve à partir des métabolites nécessite un important travail chimique.

Ce travail peut s'accompagner d'une modification profonde des caractères physico-chimiques de la matière transformée en produit de réserve. A partir de deux molécules d'hexose, une molécule de saccharose à pris naissance ; même stabilisée par cette transformation qui la protège de l'atteinte directe de l'oxygène et de celle des éléments du tissu, cette molécule intervient dans l'équilibre cellulaire ; elle est dissoute : elle contribue par exemple à augmenter la pression osmotique du suc cellulaire, à diminuer l'imbibition du protoplasme. Avec l'amidon, le caractère de réserve s'accentue ; la masse solide du grain ne compte plus pour ainsi dire dans la cellule ; sa variation de taille ne détermine aucune variation de concentration : la réserve est devenue indifférente à la cellule.

Enfin les substances de réserve, de composition chimique plus complexe que les métabolites, beaucoup moins complexes que les constituants protidiques fondamentaux de la matière vivante, ne sauraient être considérées comme intermédiaires à ces deux groupes. Provenant des métabolites, elles ne peuvent donner directement de la matière vivante nouvelle sans repasser par la forme de métabolites. La seule modification dont elles soient susceptibles dans la matière vivante, est le retour à l'état de métabolites qui leur permettra ou bien d'entrer dans la composition de matière vivante nouvelle, ou bien d'être pour la cellule une source d'énergie.

B. **Le métabolisme intermédiaire**

Les synthèses réalisées par le protoplasme révèlent, tout comme les dégradations respiratoires ou fermentaires, un des caractères frappants du métabolisme cellulaire. On a pu penser, dans chacun de ces cas, qu'une formule unique rendrait compte du phénomène étudié ; pour la synthèse des glucides par exemple, nous avons écrit :

$$6\ CO^2 + 6\ H^2O = C^6H^{12}O^6 + 6\ O^2.$$

Une telle formule réunit simplement les termes extrêmes d'une chaîne de réactions complexes. Elle caractérise bien par-là-même les échanges subis par la cellule ; elle ne peut prétendre traduire vraiment toute la réaction chimique qui s'est produite. Au métabolisme global, qu'elle exprime, s'oppose un métabolisme intermédiaire, qui doit nous révèler le mécanisme chimique de la synthèse, et pour cela comporter l'énumération de toutes les modifications qui ont affecté les molécules mises en jeu au cours du métabolisme.

Cette notion de métabolisme intermédiaire s'impose à nous dans l'étude

de tous les phénomènes de métabolisme cellulaire. Et pourtant le détail de ce métabolisme intermédiaire est infiniment difficile à préciser dans chaque cas ; car, par définition même, les corps intermédiaires formés ne peuvent être atteints par l'analyse chimique : un corps intermédiaire produit dans une première réaction se trouve, à peine obtenu, engagé dans une réaction nouvelle que la nature du milieu rend inévitable. Il n'y a aucun retard dans l'obtention de la réaction finale : sitôt la lumière posée sur une feuille verte, commence le dégagement de l'oxygène et la formation de sucre ; sitôt l'action de la Levure amorcée, le CO^2 se dégage et l'alcool se forme. Aussi est-ce sur des données assez fragiles qu'ont dû être construits les schémas qui vont nous faire comprendre quelle peut être la nature de ce métabolisme intermédiaire.

1er *exemple* : *cas de la fermentation alcoolique.*

Un premier exemple de métabolisme intermédiaire essentiel à connaître, est celui qui se produit dans la fermentation alcoolique.

Les travaux d'Harden et Young ont établi que l'acide phosphorique joue un rôle dans la fermentation alcoolique : il y a à coup sûr combinaison d'hexose et de phosphate. Est-ce, comme le pensait Harden, un processus latéral indissolublement lié à la fermentation proprement dite dont la formule serait :

$$2\ C^6H^{12}O^6 + 2\ Na^2PO^4H = 2\ CO^2 + 2\ C^2H^5OH + C^6H^{10}O^4\ (Na^2PO^4)^2 + 2\ H^2O$$

une molécule de glucose fermenterait sans se combiner au phosphore ; la molécule d'hexosediphosphate dont la formation n'aurait qu'un rôle adjuvant dans la fermentation, serait ensuite décomposée pour reconstituer l'hexose et le phosphate minéral qui se trouverait ainsi régénéré ? Faut-il voir au contraire, comme on le pense aujourd'hui, dans cette phosphorylation qui ferait passer la molécule de sucre en un hexosemonophosphate, un processus préalable à l'attaque de toute molécule d'hexose ? il y a là en tous cas une première phase du métabolisme intermédiaire.

On s'accorde à penser que la dégradation proprement dite mène de l'hexose à un corps en C^3, avant de passer à un corps en C^2 comme l'alcool éthylique. Et précisément, la nécessité de la scission d'une molécule en C^3 en une molécule en C^2 et une molécule de CO^2 oblige à recourir à un corps de fonction acide, car seuls les groupements caractérisant cette fonction permettent un dégagement de CO^2 aussi rapide que l'offre la fermentation. Mais comment atteindre cette forme ? De nombreux schémas ont été tracés depuis vingt ans. On peut aujourd'hui, s'appuyant surtout sur les travaux de Neuberg, énumérer de la sorte les étapes indispensables :

La rupture de la molécule d'hexosephosphate déterminerait la formation d'une forme du glucose plus réactive, plus instable que celle sous laquelle se présente le glucose dans nos solutions. Puis on passerait au méthylglyoxal : $CH^3.CO.CHO$; de là. à l'acide pyruvique : $CH^3.CO.COOH$.

L'acide pyruvique fournit le passage à un corps en C^2, l'acétaldéhyde, $CH^3.CHO$ et la libération d'une molécule de CO^2, soit 2 CO^2 pour la molécule de glucose dont nous sommes partis. Enfin la réduction de l'acétaldéhyde nous amène à l'alcool $CH^3.CH^2OH$.

Ainsi le destin de la molécule de glucose apparaît excessivement complexe ; il implique divers phénomènes : oxydations sans le secours d'oxygène libre, réductions, décarboxylation cad. détachement d'une molécule de CO^2 dont le départ fait passer d'un corps en C^3 à un corps en C^2, autant de phénomènes que ne laisse aucunement deviner la formule de Gay-Lussac ; celle-ci juxtapose seulement le produit dont on part et les produits terminaux :

$$C^6H^{12}O^6 = 2\ CO^2 + 2\ C^2H^5OH$$

L'analyse faite par Neuberg doit élargir encore notre notion du métabolisme. Il a établi en effet qu'à côté de cette première forme de fermentation, qui est la forme normale, il en existe d'autres, qui se produisent, sous l'action des mêmes cellules, quand les conditions de milieu sont modifiées. Il est possible d'empêcher la réalisation de la dernière étape du métabolisme intermédiaire en fixant l'acétaldéhyde à mesure qu'il se forme, par addition d'un sulfite neutre au milieu liquide ; il n'y a plus formation d'alcool ; le milieu s'enrichit non seulement en aldéhyde retenu sous la forme de combinaison bisulfitique, mais en glycérine :

$$C^6H^{12}O^6 = CH^3CHO + CO^2 + C^3H^8O^3$$

telle est l'équation globale de la deuxième forme de fermentation de Neuberg.

Est-ce un carbonate qu'on introduit dans le milieu ? on voit apparaître équimoléculairement de l'alcool et de l'acide acétique, pendant que se forme en abondance de la glycérine, la formule :

$$2\ C^6H^{12}O^6 + H^2O = C^2H^5OH + CH^3.COOH + 2\ CO^2 + 2C^3H^8O^3$$

traduisant la troisième forme de fermentation reconnue par Neuberg.

Cet exemple montre à merveille la complexité du métabolisme intermédiaire dans la dégradation fermentaire du glucose. Il s'agit à vrai dire de l'action produite par la Levure sur le glucose du milieu liquide où elle vit, mais on peut penser que l'évolution du glucose dans la cellule en anaérobiose est la même. La chaîne des réactions qui se produisent dépend pour une part de la conformation chimique de la molécule attaquée ; elle dépend surtout du pouvoir d'attaque dont jouit la cellule — nous en verrons les raisons en étudiant le mécanisme des actions cellulaires —; elle dépend aussi des conditions physico-chimiques offertes par le milieu où elle se déroule.

2e *exemple* : *Cas de l'assimilation chlorophyllienne.*

1° *Le formol, premier produit de la photosynthèse.* — Berthelot, puis Boussingault, puis Baeyer ont tour à tour adopté l'hypothèse suivant laquelle, sous la formule globale de la synthèse des glucides, se dissimule-

rait un métabolisme intermédiaire comportant un premier stade nécessaire, la formation d'aldéhyde formique. L'assimilation chlorophyllienne, unissant CO^2 et H^2O, donnerait d'abord l'aldéhyde formique, H.COH, de poids moléculaire faible (30) et libérerait de l'oxygène.

$$CO^2 + H^2O = H.COH + O^2;$$

l'aldéhyde formique subirait ensuite une polymérisation qui produirait un sucre en C^6 tel que le glucose :

$$6\ H.COH = C^6H^{12}O^6$$

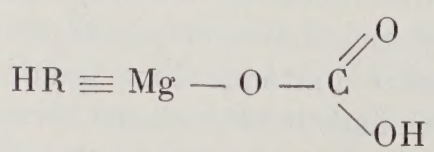
et plus tard des glucides plus condensés comme le saccharose et l'amidon. Ces deux premières réactions seraient dues à l'action photochimique de la lumière. Cette hypothèse est vraisemblable, puisque, *in vitro*, divers catalyseurs permettent à la lumière d'effectuer la synthèse de l'aldéhyde formique à partir de CO^2 et de H^2O et puisque des sucres peuvent être obtenus à partir de l'aldéhyde formique. La difficulté, ou mieux, la presque constante impossibilité de déceler de l'aldéhyde formique dans les feuilles vertes ne saurait la faire écarter.

Sur ce thème général du passage par l'aldéhyde formique comme stade intermédiaire dans la formation des glucides, diverses théories ont été tour à tour présentées, qui ont pour but de préciser le mécanisme par lequel ce corps est obtenu. L'étude de deux de ces théories va nous montrer sous quels aspects on peut se représenter la réalisation du métabolisme intermédiaire dans la cellule.

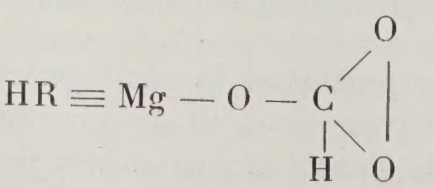
2° *Hypothèse de l'intervention de la chlorophylle dans le métabolisme intermédiaire.* — Willstaetter et Stoll pensent que la formation d'aldéhyde formique n'est pas la première réaction et que, pour parvenir à la molécule H.COH, doit se dérouler une série de réactions chimiques beaucoup plus compliquée. Ils ont établi que le CO^2 donne en présence de l'eau un produit d'addition avec une solution colloïdale de chlorophylle ; on peut schématiser la molécule de chlorophylle par la formule :

$$R \equiv Mg$$

qui met en évidence l'atome de Magnésium lié par quatre valences à un radical R ; le produit d'addition donné par la fixation d'acide carbonique et d'eau, sur le magnésium principalement, est exprimé par la formule :



La lumière, par action photochimique sur le corps obtenu ainsi, déterminerait un remaniement des valences menant à la formation d'un isomère peroxydé :



Cet isomère, se décomposant spontanément, en deux temps successifs entre lesquels interviendrait un nouveau réarrangement interne sous l'action de la lumière, régénèrerait la molécule de chlorophylle et libérerait l'aldéhyde formique et une molécule d'oxygène :

$$R \equiv Mg + H.COH + O^2$$

On voit que cette théorie fait jouer un rôle chimique à la molécule de chlorophylle. Elle fait intervenir l'action de la lumière pour réaliser par voie photochimique les remaniements internes qui vont permettre la libération d'aldéhyde formique et la régénération de la chlorophylle. On pourrait imaginer son développement dans un milieu homogène ; elle peut, *a priori*, se produire telle quelle *in vitro*.

3° *Hypothèse d'un métabolisme de l'hydrogène comme adjuvant du métabolisme du carbone.* — Toute autre est la théorie émise par Wurmser : elle tient compte, avant tout, de l'hétérogénéité de la cellule verte : elle oppose le rôle du chloroplaste imprégné d'un sensibilisateur, la chlorophylle, et celui du protoplasme incolore dont de nombreuses indications montrent l'intervention nécessaire dans les phénomènes de synthèse.

Wurmser pense qu'il n'y a pas à proprement parler dans la synthèse des glucides d'autre métabolisme intermédiaire que celui qu'avaient envisagé Boussingault et Baeyer : on passe directement de l'acide carbonique CO^2 au formol H.COH :

$$CO^2 + H^2O = H.COH + O^2$$

Mais il ne faut pas demander à la lumière de fournir directement l'énergie (110 calories) nécessaire à la réalisation de cette réaction endothermique. La lumière intervient dans l'assimilation chlorophyllienne parce qu'elle prépare une réaction exothermique absolument indépendante de la réaction qu'il s'agit de produire, mais qui rendra celle-ci possible par la libération d'énergie qu'elle réalise au sein de la cellule.

Wurmser suppose que le métabolisme adjuvant porte sur l'eau : la chlorophylle sensibilisant le chloroplaste à l'action de la lumière, celle-ci produirait dans le chloroplaste la décomposition de l'eau :

$$2\ H^2O = 2\ H^2 + O^2$$

A partir de l'hydrogène ainsi libéré, aurait lieu dans le protoplasme incolore la régénération de l'eau par oxydation :

$$2\ H^2 + O^2 = 2\ H^2O$$

Cette oxydation libère l'énergie nécessaire à la réaction endothermique qui, réalisée elle aussi dans le protoplasme, conduira du CO^2 au formol.

Les réactions couplées ou réactions d'oxydo-réduction. — Cette théorie fait rencontrer un type de réactions qui sont très fréquentes dans le métabolisme cellulaire, à savoir les réactions couplées : on nomme ainsi un ensemble de 2 réactions ; l'une, qui est une oxydation, est exothermique ;

l'autre est une réduction : elle est endothermique, impossible par conséquent sans l'apport d'une énergie extérieure ; la première qui dégage une quantité d'énergie supérieure à celle qu'absorbe la seconde, déclenche la réalisation de celle-ci. Ces réactions couplées d'oxydo-réduction sont nécessairement à la base de toutes les synthèses produites dans les organismes sans intervention de la lumière. Nous avons vu que, maintenue à l'obscurité, la cellule verte peut encore réduire les nitrates en ammoniaque et faire la synthèse de protides, si elle constitue un milieu riche en glucides ; les recherches de Warburg et Negelein ont montré en effet que la transformation des nitrates en ammoniaque est couplée avec l'oxydation d'un glucide :

$$NO^3H^2 + H^2O \longrightarrow NH^4 + 2\ O^2 - 64\ \text{Cal.}$$

$$1/3\ C^6H^{12}O^6 + 2\ O^2 \longrightarrow 2\ CO^2 + 2\ H^2O + 225\ \text{Cal.}$$

De même la synthèse d'un acide aminé tel que l'alanine, à partir de l'ammoniaque et d'un corps ternaire comme l'acide pyruvique, ne peut être faite que par réactions couplées :

$$2\ CH^3\ CO\ COOH + 2\ NH^3 \longrightarrow 2\ CH^3CH\ (NH^2)\ COOH + O^2$$

$$1/6\ C^6H^{12}O^6 + O^2 \longrightarrow CO^2 + H^2O$$

Dans les deux synthèses qui viennent d'être étudiées, on remarquera que la molécule d'oxygène qui établit le lien entre les deux réactions, provient soit de l'acide nitrique, soit de l'acide pyruvique ; le glucose, s'oxydant grâce à elle, réalise ici la réduction de l'acide nitrique en ammoniaque, là, conjointement, la réduction de l'acide pyruvique et sa combinaison à l'ammoniaque. On donne à ces processus de synthèse impliquant une réduction liée à une oxydation le nom d'oxydo-réductions.

C. Mécanismes mis en jeu dans le métabolisme cellulaire

La cellule apparaît comme étant le siège de plusieurs séries de réactions : physiologiquement, elles se classent en synthèses et en dégradations ; chimiquement, elles comportent d'une part des oxydations et des réductions, et d'autre part des hydrolyses et des déshydratations qui peuvent se combiner diversement dans le métabolisme intermédiaire.

Nous concevons que des synthèses, qui sont des réactions endothermiques, soient rendues possibles par l'apport d'une énergie extérieure, et même, dans certains cas, par la libération d'énergie qui se produit dans la matière vivante, du fait des oxydations par exemple. Nous comprenons aussi que l'évolution naturelle des molécules qui constituent la matière vivante, doive les mener à des formes plus stables, qui sont des formes oxydées. Mais pratiquement la chimie est encore presque impuissante à réaliser les plus communes des synthèses biologiques, et d'autre part, *in vitro*, en présence d'oxygène gazeux, l'évolution des molécules qu'on peut

extraire de la matière vivante, s'effectue excessivement lentement à la température ordinaire. Il y a donc dans la cellule des mécanismes qui orientent les réactions et des mécanismes qui en activent la réalisation. La caractéristique biochimique essentielle de la matière vivante, c'est la présence de diastases, de catalyseurs, d'activateurs ; ils permettent, dans les conditions de température et de milieu offertes par la matière vivante, des réactions qui, lorsqu'elles peuvent se produire *in vitro* en un temps comparable, exigent des conditions (température, alcalinité ou acidité du milieu, etc.) incompatibles avec la vie.

1. Les diastases et les actions diastasiques.

C'est à l'occasion des substances de réserve que les diastases peuvent le plus aisément être étudiées et définies. Les substances de réserve sont en général des corps stables : de l'amidon solide, sec, se conserve sans altérations. La transformation d'une substance de réserve en un métabolite s'effectue sous l'action d'une diastase sécrétée par la cellule : l'amidon est décomposé en maltose par l'amylase, le maltose en glucose par la maltase.

Caractères principaux des diastases. — Les diastases sont des corps protidiques, généralement solubles dans l'eau, se présentant alors sous forme de solutions colloïdales ; les diastases sont précipitables par l'alcool. Le suc de presse d'une substance vivante contient donc en solution les diastases de cette substance — ou au moins la plupart, car quelques diastases demeurent fixées sur le résidu que laisse le protoplasme après expression du suc cellulaire ; elles passent dans le précipité qu'on en obtient par l'alcool et qui forme une poudre diastasique dont la purification est possible.

Les diastases sont susceptibles d'une action spécifique, c'est-à-dire capables d'attaquer un corps chimique défini et le plus souvent celui-là seulement. L'amylase dissout l'amidon et l'hydrolyse à l'état de maltose ; elle ne va pas plus loin dans son action ; elle n'attaque pas les celluloses, dont la constitution chimique doit être du même type que celle de l'amidon. Mais d'autres diastases, moins spécifiques, peuvent agir sur divers corps analogues les uns aux autres : l'émulsine hydrolyse les hétérosides β (appelés précédemment glucosides β) ; son action est d'ailleurs la même dans tous les cas : partout où elle est active, l'émulsine détache pareillement une molécule de glucose.

Les diastases agissent par leur présence, soit que, engagées temporairement dans la réaction qu'elles déterminent, elles se trouvent ensuite libérées, soit qu'elles accélèrent une réaction à laquelle elles n'ont elles-mêmes aucune part. Elles se retrouvent intégralement, capables d'une activité nouvelle, la réaction une fois terminée. Elles jouent ainsi un rôle analogue aux catalyseurs minéraux des chimistes, noir de platine, sels métalliques, etc.

Enfin, comme ces mêmes catalyseurs, les diastases peuvent produire leur action spécifique à des dilutions très faibles, hors de proportion avec les masses de substances dont elles déterminent la transformation. Par

tous ces caractères, les diastases méritent d'être définies comme des catalyseurs biochimiques.

Nature chimique des diastases. — La nature intime des diastases est encore insuffisamment précisée. Au cours des manipulations qui visent à leur purification et leur analyse, on est amené à isoler de la partie principale, faite de protides, des matières minérales auxquelles G. Bertrand a pensé devoir attribuer un rôle essentiel dans les phénomènes diastasiques. Il y aurait de la sorte dans la molécule de la diastase : 1° un substrat organique qu'on peut appeler d'un nom un peu impropre le ferment; sa nature colloïdale le rendrait particulièrement propre à fournir les surfaces dont le rôle a été mis en évidence par de nombreuses études sur les colloïdes ; 2° une matière minérale active, le coferment ; étalé sur les surfaces de la micelle colloïdale, le coferment verrait augmentée sa puissance catalysatrice naturelle. C'est ainsi que le suc pancréatique contient une diastase, une amylase, transformant l'amidon en maltose; si on dialyse avec soin ce suc pancréatique, faisant disparaître toute trace de sels minéraux, il devient sans action sur l'amidon ; additionné de chlorures, il reprend son activité ; les chlorures constituent le coferment de cette amylase. Mais les choses ne sont pas toujours si schématiques et les amylases végétales ne semblent pas avoir besoin de coferment. Peut-être ne savons nous pas alors séparer de la diastase son coferment. Toutefois, il y a des diastases qui, ne contenant que des traces impondérables d'ions minéraux et pourtant actives, ne sauraient entraîner avec elles un coferment minéral.

Les actions diastasiques, leurs lois. — Les réactions produites par les diastases sur les substances de réserve sont presque toujours des hydrolyses. L'amidon est hydrolysé en donnant du maltose ; de même le maltose est hydrolysé par une maltase en donnant du glucose. Ainsi le passage d'une substance de réserve à un métabolite peut demander l'action successive de plusieurs diastases. Certains faits montrent d'ailleurs qu'il peut y avoir une difficulté à définir comme une seule diastase un produit diastasique où l'on ne peut séparer des fractions différentes : lorsqu'on fait agir l'amylase sur de l'amidon, on constate l'existence de deux actions qui n'ont point la même vitesse : la liquéfaction de l'amidon, qui comporterait la transformation de l'amidon en dextrine, est plus rapide que la formation de sucre et les deux actions sont diversement influencées par la teneur en sucre du milieu : on semble en droit de chercher à isoler une dextrinogènase qui produirait la liquéfaction et une saccharogènase qui déterminerait la saccharification ; de tels essais sont jusqu'ici infructueux.

Les lois suivant lesquelles s'exercent les actions diastasiques sont les lois habituelles des réactions chimiques. On a beaucoup discuté pour savoir si les phénomènes diastasiques obéissent à la loi d'action des masses, cad. si la vitesse de réaction est proportionnelle à la concentration des substances qui subissent la transformation. D'une manière générale, on peut dire que la loi d'action des masses s'applique bien aux phénomènes diastasiques, mais que, le plus souvent, la réaction subit un retard progressif dû au changement de viscosité du milieu.

Les actions diastasiques subissent considérablement l'influence des conditions de milieu. Elles présentent un optimum de température, un optimum de *p*H. Il va de soi qu'il s'agit ici aussi bien des actions diastasiques produites *in vitro* par une diastase extraite d'un organisme que des actions réalisées dans les cellules vivantes. L'étude des diastases constitue l'un des cas où des réactions qui pouvaient paraître caractéristiques de la vie, étant donné l'intensité avec laquelle les conditions du milieu sont susceptibles de les influencer, se ramènent simplement à des phénomènes physico-chimiques.

Réversibilité des actions diastasiques. — Une action diastasique peut être illimitée : une solution d'amylase agissant sur un empois d'amidon, peut transformer en maltose tout l'empois, si bien qu'une goutte de réactif à l'iode n'y détermine plus de coloration bleue. Certaines actions diastasiques sont limitées et conduisent à la réalisation d'un équilibre. Les faits qui l'établissent sont moins fréquents qu'on ne l'a pensé en un temps. Bourquelot a montré que l'émulsine hydrolyse les hétérosides β et en fait la synthèse; mettant en présence d'émulsine, en proportions convenables, de l'alcool et du glucose, Bourquelot a préparé de l'éthylhétéroside β ; la réaction terminée laisse 25 % de glucose à l'état libre. Cette réaction, qui a permis la synthèse de nombreux hétérosides à partir d'alcools très divers, établit qu'une action diastasique peut être réversible ; il s'agit là d'ailleurs d'hétérosides artificiels et la preuve de l'action synthétisante de la diastase ne semble pas aussi aisée à l'égard des hétérosides naturels qui s'accumulent dans les tissus végétaux. La réversibilité des actions diastasiques est réalisée, avec des caractères plus biologiques déjà, à propos de la lipase qui produit sur les huiles ou leurs constituants les deux réactions inverses, hydrolyse et synthèse, dans des conditions de milieu différentes.

Pratiquement ces deux cas demeurent isolés. On leur attribue souvent une importance essentielle : ils suggèrent en effet l'hypothèse d'un rôle des diastases dans les synthèses biochimiques comme dans les dégradations. Là, comme toujours en biologie, nos connaissances sont beaucoup plus avancées dans l'étude des dégradations que dans celles des synthèses. La réalité d'un rôle synthétisant des diastases serait un apaisement pour le biochimiste.

Mais bien des faits semblent indiquer que l'hypothèse d'une réversibilité de l'action diastasique ne suffirait pas à donner l'explication des synthèses. Maige a montré par exemple que, dans une même cellule de l'embryon des Légumineuses, peuvent avoir lieu côte à côte l'hydrolyse de gros grains d'amidon et la formation de petits grains nouveaux par des plastes différents. Ailleurs la synthèse réalisée par divers plastes fonctionnant dans la même cellule donne des amidons qui réagissent diversement à la coloration par l'iode, témoignant d'un état de condensation plus ou moins poussé. Enfin les deux actions de synthèse et d'hydrolyse sont très diversement influencées par les variations des conditions physiques et chimiques du milieu. Aussi Maige forme-t-il l'hypothèse de l'indépendance des actions synthétisante et hydrolysante dans le cas de l'amidon : le protoplasme

sécréterait une amylase ; les plastes auraient à la fois une action synthétisante — elle pourrait être diastasique — et une action inhibitrice sur l'amylase protoplasmique.

Principaux types d'actions diastasiques. — Le champ auquel s'étendent les actions diastasiques est considérable.

Elles assurent le métabolisme d'attaque des réserves : on a isolé des diastases hydrolysantes agissant sur toutes les substances de réserve : hétérosidases, diastases bien étudiées, le plus souvent spécifiques, hydrolysant les glucides et les conduisant des molécules les plus complexes à celles des hexoses et pentoses ; protéases, moins parfaitement définies à cause de la complexité plus grande des produits sur lesquels elles agissent, hydrolysant les protides, les uns en peptones, les autres en acides aminés ; lipases, qui hydrolysent les corps gras en glycérol et acides gras.

D'autres diastases interviennent à coup sûr dans l'utilisation des métabolites par la cellule. La zymase qui agit dans la fermentation alcoolique et, à partir de glucose, donne comme produits finaux de l'alcool et de l'acide carbonique CO^2, en peut servir de type. On sait comme Büchner l'a obtenue par expression du produit de broyage de Levure de bière. On devine que Büchner lui attribuait le pouvoir de décomposer le glucose en alcool et CO^2, suivant la formule de Gay-Lussac, et que notre représentation actuelle du métabolisme intermédiaire, modifie nécessairement l'interprétation qu'on fait de son action.

On envisage au moins, dans cette action diastasique totale, les actions élémentaires suivantes : peut-être y a-t-il un ferment construisant l'hexosephosphate ; à coup sûr, une hexosephosphatase le décompose en phosphate et hexose de forme réactive ; des réductions, en divers temps de la fermentation alcoolique, sont produites par des diastases qu'on peut grouper sous le nom d'aldéhydrases ; enfin la transformation de l'acide pyruvique en aldéhyde acétique avec libération de CO^2 est le fait d'une carboxylase qui fut isolée par Neuberg.

Et dès lors on semble en droit de se demander si toutes les réactions du métabolisme ne sont pas commandées par le jeu de diastases. A moins qu'on en vienne à supposer, avec de bons esprits qu'effraye le nombre des diastases que l'on a déjà découvert dans de nombreux sucs — et par exemple dans le suc d'Escargot — à penser que les actions diastasiques sont plutôt le fait de structures protoplasmiques ou colloïdales que de constituants chimiques. Qu'elles soient dues à des substances chimiques ou à des structures, les propriétés diastasiques expliqueraient, par l'activation qu'elles sont susceptibles de produire, les phénomènes d'oxydation et de réduction qui se déroulent dans la matière vivante.

2. L'activité des surfaces plasmiques.

La tentative d'explication des mécanismes cellulaires par le jeu de diastases, de constitution moléculaire définie, douées en vertu de leur nature chimique d'une action catalysatrice spécifique, emprunte ses modèles à

la catalyse en milieu homogène, telle que la réalisent les chimistes. L'interversion du saccharose, par exemple, est catalysée par la présence d'acides étendus ; le milieu où se produit la réaction est un milieu homogène où se trouvent en solution dans l'eau : le saccharose, ses produits d'hydrolyse et l'acide dont la présence détermine l'interversion. L'image est toute pareille lorsque nous utilisons une diastase, l'invertine, pour réaliser la même réaction — mise à part toutefois la nature colloïdale de la diastase.

Les actions catalytiques utilisées par les chimistes appartiennent souvent à un tout autre type : les « catalyseurs de contact » réalisent la catalyse en milieu hétérogène. Telles sont les actions dues aux métaux divisés : un mélange d'éthylène et d'hydrogène demeure parfaitement stable à 60° ; il donne naissance à de l'éthane, par hydrogénation de la molécule d'éthylène, s'il est amené à la même température en présence de nickel pulvérulent. L'importance de l'état de division du métal est aisément mise en évidence : la mousse de platine, le noir de platine, l'amiante platinée, qui offrent des surfaces énormes, permettent de multiples réactions (transformation en ammoniaque des composés oxygénés de l'azote placés en présence d'hydrogène, destruction de l'eau oxygénée, etc.) dont le platine massif est pratiquement incapable. Les recherches des physico-chimistes ont établi que dans ces « phénomènes de surface », la réaction est limitée à la couche moléculaire établissant le contact entre le métal et la phase contenant les corps réagissants. Particulièrement suggestive est la catalyse hydrogénante réalisée par Bourguel grâce au palladium fixé sur de l'empois d'amidon : quand on fait agir ce complexe sur les composés acétyléniques, non miscibles à l'eau où se trouve l'empois, le catalyseur vient former à la limite des deux phases un complexe pelliculaire et la réaction d'hydrogénation se produit, localisée uniquement à cette surface de contact.

Les études modernes sur l'orientation des molécules le long des surfaces ont apporté de grandes lumières sur ces questions : tandis que les molécules qui constituent une masse amorphe fluide ont généralement dans cette masse une orientation quelconque, celles qui se trouvent à une surface s'orientent d'une manière nécessaire ; par exemple les molécules d'un acide gras, faites d'une longue chaîne hydrocarbonée terminée par un groupement CO^2H, sont orientées perpendiculairement à la surface, le groupement CO^2H étant tourné vers l'extérieur. La surface est donc uniformément constituée par les mêmes pôles moléculaires.

De là à imaginer une explication de la catalyse hétérogène, il n'y a qu'un pas. L'activité des catalyseurs réside dans leur assise superficielle de molécules, parce que ces molécules orientées présentent toutes leur pôle actif vers le milieu au contact duquel elles se trouvent. Sur ces pôles, elles fixent momentanément les molécules étrangères ; parfois, plusieurs sortes ; parfois, une seule. Cette fixation s'accompagne de transformations chimiques ; ici, combinaisons ; là, clivages ; les produits de transformation sont libérés ; les pôles dégagés redeviennent actifs, reprennent leur rôle à l'égard de molécules nouvelles. On comprend pourquoi une telle catalyse est théo-

riquement illimitée et pourquoi on empoisonne un catalyseur en saturant ses pôles actifs, en les recouvrant d'une substance inactive.

Ces modèles ne pouvaient manquer de frapper les biologistes. Dès 1926, un schéma de ROBERTSON tentait de traduire la couche superficielle d'une mitochondrie : des molécules d'acides aminés orientées, présentant vers l'extérieur leurs groupements actifs, créant ainsi au contact du cytoplasme une zone privilégiée pour les synthèses. Mais c'est à H. DEVAUX, dont les intuitions sur ces sujets ont été antérieures aux recherches modernes des physico-chimistes, que l'on doit l'exposé le plus systématique.

Il montre comment le protoplasme vivant est pratiquement sans affinités, si ce n'est pour l'eau : à travers l'enveloppe cytoplasmique transitent impunément les colorants vitaux qui passent sans teindre le protoplasme tant qu'il est en vie, les ions métalliques, qui passent sans le précipiter ; les uns et les autres vont se concentrer dans les vacuoles. Mais il faut trouver en quelque lieu le siège de « l'activité prodigieuse du protoplasma vivant ». Oxydations cellulaires, synthèses multiples, le plus souvent irréalisables hors de la matière vivante, semblent un défi à cette absence apparente d'affinités. Cette contradiction est levée, si on pense qu'il y a une localisation catalytique de l'activité protoplasmique sur les surfaces présentées par le protoplasme, — entre le cytoplasme d'une part, le noyau, les chondriosomes, les plastes, les vacuoles, la membrane elle-même d'autre part. Cette activité est difficile à mettre en évidence : par rapport aux colorants vitaux, par exemple, pris tout à l'heure pour tests du manque d'affinités du protoplasme, on n'obtient pas de coloration sensible des surfaces plasmiques ; quoi d'étonnant, puisque, même teinte, une couche monomoléculaire albuminoïde est nécessairement invisible. Mais les arguments positifs ne manquent point. C'est ainsi que WARBURG a montré que les substances qui font varier l'activité, augmentant les oxydations, sont de celles qui ne pénètrent pas dans la cellule.

Aussi DEVAUX attribue-t-il une importance capitale aux surfaces plasmiques dans la réalisation du métabolisme. Il les imagine exactement semblables à celles des catalyseurs de contact, c'est-à-dire garnies de molécules actives ; ce sont des lames excessivement minces, « possédant deux faces dissemblables ; chacune de ces faces doit être occupée par des pôles moléculaires différents, constituant ainsi, de part et d'autre, deux champs de force hémimoléculaires ». Cette structure en fait « les principaux outils du protoplasma ».

Cette théorie présente à coup sûr un grand intérêt. Elle s'appuie sur des faits physico-chimiques précis. Se fondant sur l'hétérogénéité du protoplasme pour en expliquer le fonctionnement, elle oppose parfaitement la structure de la matière organisée et celle de la matière inorganique, ainsi que les activités dont elles sont capables. Elle aide à l'analyse de cette notion à laquelle la physiologie cellulaire doit souvent faire appel, l'organisation protoplasmique. Certes, il faut encore, malgré les indications favorables déjà réunies, des confirmations expérimentales. Il y a là, dès à présent, un modèle nouveau, tout à fait intéressant, dont l'étude semble

une des voies fructueuses pour la connaissance des mécanismes cellulaires.

3. Mécanismes des oxydations et des réductions.

C'est l'un des chapitres de la physiologie qui donne lieu aux discussions les plus nombreuses. Il est encore en pleine évolution et si des théories dont on avait un temps espéré beaucoup, se trouvent aujourd'hui ramenées dans l'ombre, l'apport des quinze dernières années nous met en présence de faits et d'hypothèses importantes.

L'oxydation, action diastasique : Oxydases. — On a pensé trouver dans les oxydases des diastases expliquant la fixation de l'oxygène libre sur les métabolites et les éléments de la matière vivante. L'exemple classique de la laccase oxydant par l'oxygène de l'air le laccol du *Rhus vernicifera* laissait envisager l'extension de cette forme d'oxydation à des cas plus biologiques. En fait, les polyphénoloxydases, qui oxydent les phénols en quinones, agissent toutes sur des réactifs artificiels, mais sont sans action sur les corps du métabolisme ; de même les autres oxydases dont on peut montrer la présence dans la cellule.

Peroxydases. — Renonçant à trouver dans l'oxygène libre la source immédiate de l'oxygène actif, on a imaginé qu'il existerait dans la cellule des substances susceptibles de former par oxydation des peroxydes, à partir desquels se trouverait libéré, à l'état actif, l'oxygène que nous voyons intervenir dans les oxydations cellulaires. L'eau oxygénée fournit un modèle excellent de peroxyde. Sous l'action d'une peroxydase, l'eau oxygénée libère un atome d'oxygène à l'état actif et transforme par exemple le pyrogallol en purpurogalline.

On pourra donc établir l'existence de peroxydases dans les cellules végétales ou dans les sucs qui en proviennent, en montrant que le contact de ces cellules ou de ces sucs détermine la transformation du pyrogallol en purpurogalline en présence d'eau oxygénée. Il y a de telles peroxydases dans les cellules végétales. C'est ainsi que Willstaetter et Stoll en ont extrait une du tubercule du Raifort ; l'étude de sa composition chimique a été faite : c'est un hétéroside azoté contenant une molécule de pentose et une d'hexose, trois atomes d'azote, du fer et des métaux alcalino-terreux. L'intervention de telles peroxydases dans les oxydations cellulaires est évidemment possible ; elle serait vraisemblable si l'eau oxygénée jouait un rôle dans la cellule — ce qui n'est aucunement prouvé — ou si la cellule contenait un autre peroxyde, dont il s'agit encore d'établir la présence.

Catalases. — Il y a lieu de rapprocher des peroxydases les catalases qui décomposent l'eau oxygénée en libérant de l'oxygène moléculaire, cad. non actif. Il y a généralement de telles catalases dans les cellules, mais il faut imaginer, agissant après elle, un autre mécanisme activateur de l'oxygène et rien ne semble permettre de voir, comme le voudrait une école américaine, une mesure de l'activité des échanges, dans la teneur en catalase des tissus.

Il paraît donc impossible d'expliquer les oxydations cellulaires par le jeu d'un mécanisme diastasique simple, conforme au schéma d'action d'une oxydase ou d'une peroxydase déterminant l'activation de l'oxygène.

La catalyse par les surfaces. — D'autres faits expliquent sans doute certains aspects de l'oxydation qui se produit dans le métabolisme normal. L'étude physico-chimique de l'oxydation, *in vitro*, a montré l'importance qu'y prennent les phénomènes dus aux surfaces. Celles-ci permettent, par leur contact, la manifestation rapide de la tendance thermodynamique qu'ont tous les corps organiques à évoluer vers des formes stables, et surtout CO^2 et H^2O. Le noir de platine, le platine colloïdal constituent deux préparations capables de catalyser des réactions d'oxydation par l'activation que les surfaces énormes qu'elles présentent, sur les grains solides ou sur les particules colloïdales, sont susceptibles de faire subir aux corps réagissants. Le noir de platine par exemple réalise l'activation de l'oxygène par rapport à de nombreux composés chimiques : il oxyde l'alcool absolu, le transformant en aldéhyde et acide acétique, allant même parfois jusqu'à l'enflammer, menant alors à l'oxydation totale (CO^2 et H^2O). De même le platine colloïdal en solution catalyse l'oxydation de l'hydrogène à la température ordinaire et joue vis-à-vis de l'eau oxygénée le rôle d'une peroxydase, très active, puisque transformant, sans être altérée, une masse de matière un million de fois supérieure à la sienne. Ces propriétés ne sont pas spécifiques du platine. A l'état colloïdal, d'autres métaux ont des actions analogues, plus ou moins rapides toutefois. De plus les surfaces ne doivent pas nécessairement, pour être activantes, être métalliques : un charbon pulvérisé joue un rôle analogue : à la température ordinaire, en présence de charbon, la plupart des corps organiques s'oxydent et se dégradent jusqu'à CO^2 et H^2O ; l'analyse des faits étudiés par André Mayer et Wurmser avec des concentrations diverses de corps organiques, induit à penser que les molécules d'oxygène et de corps organique se fixent côte à côte sur les espaces élémentaires que présente la surface active du charbon, le maximum d'oxydation correspondant au cas où la surface est couverte par les deux sortes de molécules en proportions convenables. Il est donc très vraisemblable que, dans les réactions d'oxydation biologiques, les surfaces offertes par les substances colloïdales, au sein du protoplasme, et les surfaces plasmiques définies par Devaux sont susceptibles de jouer un rôle important.

L'oxydation par le « ferment respiratoire ». — Il est impossible aujourd'hui d'imaginer que le métabolisme des oxydations dans la cellule soit le fait d'un mécanisme physico-chimique simple. On a pu en un temps se représenter la cellule comme un système en équilibre instable où il suffirait d'une chiquenaude — action diastasique, action d'une surface — pour déclencher les phénomènes d'oxydation. Notre notion actuelle du métabolisme intermédiaire, la connaissance que nous avons aujourd'hui des possibilités si diverses qui sont offertes à la molécule qui évolue vers la stabilité, nous écartent d'une conception aussi simple. C'est précisément le mérite de la théorie de Warburg sur l'oxydation biologique par le « ferment respi-

ratoire » (le mot ferment est malheureusement pris ici dans un sens anormal) de faire place aux divers mécanismes que nous venons de rencontrer.

Warburg pense trouver deux phases dans les oxydations biologiques. La première est un phénomène de surface qui rend plus labile le corps oxydable ; la seconde, plus importante, est l'activation ou plutôt la mobilisation de l'oxygène par un ferment respiratoire. Warburg a surtout défini par les réactions qui limitent son action, les caractéristiques de ce ferment respiratoire. On sait que l'action du cyanure de potassium, ou celle de l'hydrogène sulfuré, même à des dilutions très fortes, ont pour effet d'arrêter les oxydations biologiques. De même l'oxyde de carbone « empoisonne » le ferment respiratoire. Les Levures, par exemple, consomment d'autant moins d'oxygène que l'atmosphère qui est en leur présence contient une quantité de CO plus élevée, au-dessus d'un certain seuil ; d'autre part l'exposition à la lumière empêche l'action de CO. Tout se passe comme s'il y avait formation d'une combinaison entre un corps contenu dans les cellules et l'oxyde de carbone, et destruction de cette combinaison par la lumière. Mais il semble logique d'imaginer que le CO prendrait la place de l'oxygène de l'air, comme dans les dérivés oxycarbonés des pigments sanguins dont certains peuvent subir une action photochimique analogue. Dans l'oxydation normale, l'oxygène se trouverait donc activé, avant d'être porté sur la substance labile oxydable, par sa combinaison avec le ferment respiratoire.

Celui-ci a bien même valeur qu'une diastase d'ailleurs ; car cherchant à déterminer la quantité qui en est présente dans la cellule, Warburg n'a pu parvenir à une mesure, tant est faible le volume de CO combiné au ferment ; l'ordre de grandeur maximum se trouve néanmoins connu : la masse du ferment respiratoire est inférieure à la cent millième partie de la substance sèche de la cellule.

Warburg conclut de ses recherches sur la nature du ferment respiratoire que c'est une hématine, c'est-à-dire une combinaison d'un atome de fer et de 4 noyaux pyrroliques. La catalyse par ce ferment consisterait en dernier ressort en la formation d'oxygène actif en présence de fer.

L'oxydation par déshydrogénation. — Une autre école, représentée surtout par Wieland, forme une hypothèse toute opposée : le métabolisme de l'oxygène ne serait qu'un aspect secondaire du métabolisme cellulaire profond, qui porterait sur l'hydrogène. Car l'évolution vers la stabilité peut être envisagée aussi bien par perte de l'hydrogène que renferme une molécule que par une combinaison avec l'oxygène.

Il y aurait donc dans les cellules des substances dites déshydrases, catalyseurs accélérant la déshydrogénation, libérant l'hydrogène d'un corps qu'on appelle le donateur et déterminant sa fixation sur un autre corps qu'on appelle l'accepteur. Ces phénomènes, qui se passeraient normalement dans la cellule, peuvent être obtenus *in vitro*. Le type des accepteurs expérimentaux utilisés dans de telles études est le bleu de méthylène qui, normalement coloré en solution, donne, après fixation d'hydrogène, un leucodérivé, c'est-à-dire un produit incolore. Une matière vivante, un frag-

ment de muscle par exemple, contient des donateurs d'hydrogène, car placé à l'abri de l'air, en présence d'un accepteur expérimental, tel que le bleu de méthylène, il le réduit. Par lavage, il est privé des donateurs qu'il contient, car, après lavage, à l'abri de l'air, il ne réduit plus le bleu de méthylène. L'acide succinique, qui est un produit du métabolisme, est un donateur, car le muscle lavé, mis en présence d'acide succinique et de bleu de méthylène, produit la décoloration de ce dernier. Enfin, le muscle lavé contient une déshydrase ; car la réunion du donateur (acide succinique) et de l'accepteur (bleu de méthylène) en solution n'amène aucune décoloration : il n'y a pas, sans une déshydrase fournie par le tissu vivant, activation et transport de l'hydrogène de l'acide succinique au bleu de méthylène.

Pour Wieland, l'action des catalyseurs dans toutes les oxydations biologiques serait de la sorte une mobilisation de l'hydrogène ; l'oxygène n'interviendrait jamais que comme accepteur d'hydrogène et pourrait être remplacé en somme par tout autre accepteur. Il va de soi, que dans cette hypothèse, au cours des fermentations, se réaliserait exactement la même mobilisation de l'hydrogène, fixé sur l'aldéhyde acétique dans la fermentation alcoolique, apparaissant comme hydrogène moléculaire dans la fermentation butyrique.

Les transporteurs. — Actions diastasiques et catalyse par les surfaces, activation ou mobilisation des molécules d'oxygène et des molécules d'hydrogène, il semble bien que tous ces phénomènes jouent simultanément dans le métabolisme cellulaire. D'autres encore, comme le montrent les études récentes sur les transporteurs.

Un corps AH^2, défini par sa formule même comme un donateur d'hydrogène, a tendance à s'oxyder, ou si l'on veut, à céder son hydrogène à l'oxygène moléculaire. On peut imaginer qu'en contact avec un corps X, il lui cède son hydrogène plus vite qu'à l'oxygène moléculaire ; par rapport à AH^2, le corps X fonctionnera comme accepteur, préférentiellement à l'oxygène. Mais si la présence d'un troisième corps Y amène le corps X à céder son hydrogène à l'oxygène moléculaire, nous ne devrons pas nous étonner de voir la réaction entre AH^2 et O^2 rendue plus rapide que par la voie directe. X, qui joue le rôle d'accepteur intermédiaire, est appelé un transporteur ; on devine que Y, catalysant la réaction entre le transporteur sous sa forme réduite et l'oxygène, est une diastase oxydante. On pourrait d'ailleurs tracer exactement le même schéma sur l'hypothèse d'un transport d'oxygène.

D'une part, Genevois a montré que des suspensions d'Algues vertes manifestaient une consommation d'oxygène plus intense si leur milieu liquide était additionné de colorants susceptibles de jouer le rôle de transporteurs ; cette notion a donc bien une valeur biologique.

D'autre part, on a établi l'existence, dans toutes les cellules étudiées dans ce but, de substances capables de jouer ce rôle, les deux plus importantes étant le glutathion et le cytochrome.

Le glutathion découvert par Hopkins, obtenu récemment par lui à l'état pur et cristallisé, est un tripeptide formé de glycocolle, d'acide glu-

tamique et de cystéine, qui y introduit un groupement sulfhydrile SH. A cause de ce groupement, il est éminemment apte à se réduire et à s'oxyder ensuite, lorsqu'on le ramène en présence d'oxygène ; mais il exige pour fonctionner ainsi la présence d'un facteur diastasique dont la séparation au cours de la purification le rend inactif.

Le cytochrome, pigment découvert par KEILIN, extrait par lui des cellules de Levures, analysé par lui en trois composés indépendants ressemblant spectroscopiquement à un hémochromogène, décelé également dans toutes les cellules étudiées, constitue un système complexe qui passe très rapidement lui aussi d'une forme réduite à une forme oxydée, à l'intérieur de la cellule.

Ces deux corps peuvent à coup sûr jouer un rôle important dans l'oxydation normale des corps dont l'évolution constitue le métabolisme et principalement dans celle des glucides.

Insuffisance de nos connaissances. — On voit, par les diverses hypothèses que nous avons rencontrées, quel est le nombre de possibilités, ou mieux de probabilités. Chacun des systèmes d'oxydation énoncés intervient sans doute en des points divers, dans les enchaînements des réactions que constitue le métabolisme intermédiaire ; mais on ne peut songer à évaluer aujourd'hui quelle part revient à chacun. Il semble toutefois qu'on puisse affirmer la vanité de toute théorie univoque dans l'étude du métabolisme cellulaire.

D. Les potentiels d'oxydo-réduction

Si l'on quitte le domaine chimique, où nous nous sommes confinés jusqu'ici, pour étudier l'aspect physique que doivent présenter les réactions d'oxydation et de réduction qui constituent la part essentielle du métabolisme — peut-être même tout le métabolisme, si une hydrolyse peut toujours avoir pour point de départ une mobilisation d'hydrogène — on rencontre la notion suivante : toute oxydation se ramène en dernier ressort à une perte d'électrons, toute réduction à un gain d'électrons. Il est donc naturel que, plongeant une électrode inerte dans une solution contenant un corps oxydable, on constate l'existence d'une différence de potentiel par rapport à une électrode de référence et que cette différence de potentiel varie quand, pour une même masse de corps oxydable, on fait varier le pourcentage de la forme réduite. On obtient, en fonction du pourcentage de réduction, une courbe en S tracée entre le potentiel maximum correspondant à 0 % de la forme réduite et un potentiel minimun (100 % de la forme réduite), avec un point d'inflexion correspondant à l'égalité des formes réduites et oxydées.

La notion de rH^2. — L'expression des résultats comporte pour le biologiste une difficulté certaine, ainsi que la compréhension exacte des grandeurs que la physico-chimie lui permet de mesurer.

Au lieu d'utiliser, pour énoncer les pouvoirs d'oxydo-réduction de divers systèmes, le potentiel qui les caractérise, on peut se souvenir que ce poten-

tiel exprime l'équilibre entre l'hydrogène moléculaire de pression H^2, les ions H^+ et les électrons à l'état libre dans le système, et exprimer les potentiels par des pressions d'hydrogène ; on établit ainsi une comparaison directe entre des systèmes dont l'activité en ions H^+ est identique.

En effet,si l'on forme une pile où le courant a pour origine la réaction de l'hydrogène avec les ions H^+ et les électrons, on constate que la différence de potentiel entre une électrode de platine saturée d'hydrogène à la pression $[H^2]$ et une solution dont l'activité en ions H^+ est $[H^+]$ peut être exprimée en fonction deux grandeurs $[H^2]$ et $[H^+]$:

Si l'on pose $rH^2 = \log \frac{1}{[H^2]}$ et $pH = \log \frac{1}{[H^+]}$

la différence de potentiel E_H peut être mise sous la forme :

$$E_H = -K\,pH + \frac{K}{2}\,rH^2$$

où K est une constante.

Si deux systèmes ont même activité en ions H^+, autrement dit, même pH, les deux formules exprimant les différences de potentiel E et E_{H2} auront le même premier terme — KpH ; les différences de potentiel qu'ils montreront avec une électrode normale d'hydrogène marqueront uniquement les différences portant sur le terme $+ \frac{K}{2} rH^2$. Elles permettent donc une comparaison directe des pressions d'hydrogène dans les deux systèmes.

Cette notation en rH^2 présente un intérêt capital : elle révèle pour certains systèmes une valeur rH^2 constante quand on fait, dans ces systèmes varier le pH.

On a pu faire par des titrages appropriés et par électrométrie l'étude de toute série de systèmes d'oxydo-réductions dont quelques uns ont une grande importance en biologie.

Les indicateurs d'oxydo-réduction. — On a appliqué de divers côtés (Clark, Wurmser) les méthodes électrométriques à l'étude des colorants devenant incolores par réduction ; on a tracé, à divers pH, les courbes représentant leur potentiel en fonction du pourcentage de forme réduite. Ces colorants constituent des indicateurs d'oxydo-réduction puisque, introduit dans un milieu donné, le colorant s'ajuste au potentiel de ce milieu, s'oxydant jusqu'au pourcentage convenable et manifestant la couleur de sa forme oxydée, si le potentiel du milieu est plus positif que le sien, se réduisant jusqu'au pourcentage convenable et virant vers sa forme réduite, généralement incolore, si le potentiel du milieu est plus négatif que le sien. On a constitué de la sorte une gamme d'indicateurs pour lesquels les virages s'effectuent pour des potentiels échelonnés entre + 430 millivolts et — 340 millivolts, à pH = 7, autrement dit entre $rH^2 = 28$ et $rH^2 = 2$.

Le potentiel du système cellulaire et ses variations. — Ces propriétés des colorants ont permis en particulier d'adapter les méthodes de micro-injec-

tion à l'étude des potentiels d'oxydo-réduction intracellulaires. Nous sommes ici, à coup sûr, dans un milieu extrêmement complexe et la réaction des divers colorants au contact avec ce milieu ne saurait avoir la même valeur indicative que lorsqu'elle est mise en relation avec un système d'oxydo-réduction chimiquement défini. Néanmoins elle renseigne sur l'état global d'oxydation ou de réduction dans la cellule, ou si l'on veut, sur la pression d'hydrogène qui y règne et il est possible de définir un rH^2 du milieu intracellulaire, dont on étudie les variations en fonction des diverses conditions physiologiques.

Le premier fait frappant, c'est la constante du rH^2 cellulaire quand les conditions de milieu demeurent constantes. Les nombreuses mesures qui ont été faites sur des Protozoaires, des œufs d'Echinodermes, donnent un rH^2 voisin de 20. Rapkine et Wurmser ont obtenu un rH^2 de 14 à 16 dans des cellules de Spirogyre. Il est donc net que le rH^2 est une caractéristique biologique de la cellule dans ses conditions normales de fonctionnement.

Si, au contraire, on place à l'abri de l'oxygène, soit des cellules micro-injectées de colorants d'oxydo-réduction, soit des cellules mises en suspension dans un milieu additionné de colorant, soit des tissus végétaux imprégnés de colorants, soit même des jus de presse de tissus végétaux, on voit, par les décolorations successives des divers indicateurs que la valeur du rH^2 intracellulaire, ou celle des jus qui en ont été extraits, s'abaisse progressivement jusqu'à atteindre un rH^2 limite égal à 7. Au retour à l'air, le potentiel remonte à la valeur normale.

Il semble donc logique de conclure :

1° Au rôle prédominant de l'oxygène de l'air dans la réalisation du potentiel d'oxydo-réduction cellulaire en vie aérobie normale ;

2° A l'existence, dans les cellules et tissus, de substances réglant par leur évolution réversible un équilibre d'oxydo-réduction intracellulaire et dont le potentiel est compris entre $rH^2 = 7$ et $rH^2 = 22$.

Le potentiel des glucides. — Wurmser et ses collaborateurs ont recherché quels sont parmi les constituants cellulaires ceux qui peuvent être responsables des potentiels d'oxydo-réduction de la cellule ; nous avons vu que les glucides, rencontrés si souvent sous la forme de glucose, fournissent l'élément principal du métabolisme ; il était donc logique de réaliser d'abord l'étude du potentiel des solutions de glucides. Une solution de glucose traversée par un courant d'oxygène, fournit évidemment un rH^2 élevé, atteignant jusqu'à 37. Une solution de glucose maintenue à l'abri de l'air révèle des potentiels de plus en plus négatifs jusqu'à atteindre $rH^2 = 7$, au bout d'un temps suffisamment long. Le glucose en effet évolue ; il se transforme en un corps G' ; sa solution constitue un système d'oxydo-réduction dont le glucose est la forme oxydée, le corps G' la forme réduite. Ce corps G' décolore les indicateurs d'oxydo-réduction virant pour un rH^2 supérieur à 7 et par exemple le bleu de méthylène, qui est coloré en présence de glucose. Le système est réversible, le corps G' étant éminemment oxydable.

Son rôle dans la cellule. — Les limites du potentiel d'oxydo-réduction fournies par le milieu cellulaire ont donc de grandes analogies avec celles

des solutions de glucides. On peut penser que ce sont précisément les glucides qui, par la variation du rH^2 qu'ils présentent en anaérobiose, conditionnent l'évolution du milieu cellulaire auquel ils appartiennent.

Dans la vie aérobie, le maintien du potentiel à un niveau donné apparaît donc comme la réalisation d'un régime complexe. Sans même envisager les cas où se produisent des synthèses,nous distinguons nécessairement dans la cellule un double mouvement ; les donateurs d'hydrogène — et parmi eux les glucides — tendent à rendre le potentiel plus négatif. L'oxygène qui pénètre dans la cellule tend à rendre le potentiel plus positif. Le potentiel d'oxydo-réduction traduit,lui aussi,par sa fixité, un aspect de cet équilibre dynamique qui est caractéristique du métabolisme de la cellule.

Physiologie cellulaire et cytologie

Les réactions de la cellule aux modifications du milieu et l'étude du métabolisme cellulaire nous ont montré deux aspects de la physiologie cellulaire présentant un degré différent de complexité. On pressent que les questions du métabolisme se dérobent et s'embrouillent parce que le physiologiste est obligé par les méthodes qui lui sont accessibles de considérer comme un tout la cellule — bien souvent même un tissu fait de nombreuses cellules. Le progrès doit venir, semble-t-il, de la collaboration des méthodes cytologiques et physiologiques. Divers travaux l'annoncent déjà. La réalisation de techniques permettent d'étudier corrélativement les variations des constituants morphologiques de la cellule, les modifications de leur composition chimique et les phénomènes physico-chimiques dont la cellule est le siège, est aujourd'hui indispensable pour faire progresser nos connaissances sur le fonctionnement de la matière vivante.

CHAPITRE XI

IRRITABILITÉ DU PROTOPLASMA : CONDITIONNEMENT PHYSIO-CHIMIQUE DE LA VIE ET MANIFESTATIONS ÉNERGÉTIQUES DE LA CELLULE

« Plongée dans un milieu dont les potentiels relatifs aux divers modes d'énergie sont en général différents des siens et dont la nature se modifie constamment, tant au point de vue matériel qu'au point de vue énergétique, la cellule doit éprouver elle-même des variations concomitantes » (PRENANT).

Nous avons vu, en effet, que la cellule reçoit constamment de l'énergie du dehors. Les divers modes d'énergies mécanique, thermique, lumineuse, électrique, produisent dans la matière vivante des changements se traduisant par des variations dans la composition et la forme de la cellule et mettent souvent en jeu un dispositif réactionnel particulier dont les caractères ont valu au protoplasme d'être considéré comme « *irritable* » ou « *excitable* ».

L'*irritabilité* ou *excitabilité*, restée longtemps mystérieuse, à laquelle nous avons déjà fait allusion, est la propriété générale et fondamentale du protoplasma de réagir aux actions externes. Claude BERNARD, qui a beaucoup étudié cette propriété dans ses *Leçons sur les phénomènes communs aux Animaux et aux Végétaux*, admet que la matière vivante, aussi bien que la matière brute, est inerte. Les phénomènes vitaux ne sont pas l'effet d'une manifestation purement interne ; ils sont une réaction au milieu ambiant. La vie n'a donc pas de spontanéité. Il faut, pour qu'elle se manifeste, tout un ensemble de conditions physico-chimiques qui sont des excitants ; ce sont : une certaine quantité d'eau, une certaine température, une certaine quantité d'oxygène, une certaine qualité d'aliment, etc...; et, pour chacune de ces conditions, il y a un minimum, un optimum et un maximum. Ainsi, de même que les corps bruts sont inertes, et qu'il faut une force pour vaincre leur inertie, de même la matière vivante n'a pas de spontanéité et ne peut se manifester que sous l'action d'un certain conditionnement

physico-chimique. Ainsi comprise, la notion d'irritabilité de la matière vivante est opposée à celle de l'inertie de la matière brute, et elle englobe tous les phénomènes vitaux.

Mais cette doctrine classique, d'après laquelle les manifestations de la vie seraient toutes des phénomènes d'irritabilité, a été critiquée récemment par Lapicque ; ce savant estime qu'il existe des processus vitaux ne présentant, en aucune manière, les caractères d'une réaction d'irritabilité ; tel est, notamment, d'après lui, le cas de l'assimilation chrolophyllienne, dont l'intensité ne varie jamais brusquement, comme il est de règle dans les phénomènes d'irritabilité, mais d'une manière continue, régulièrement proportionnelle à l'intensité lumineuse ou à la teneur en CO^2.

D'ailleurs, dès 1904, Morat écrivait que « la substance irritable est celle qui possède de l'énergie potentielle, celle qui est explosive », et Ch. Richet souligne l'importance de ce caractère de la brusquerie : « l'irritabilité est, dit-il, la propriété du protoplasme de réagir suivant sa nature aux forces extérieures qui modifient brusquement son état actuel ». Avec ces notions nouvelles, on est donc arrivé à rapprocher l'irritabilité de la propriété qu'ont, en Chimie, les corps explosifs. La chimie nous fait connaître, en effet, de nombreux corps endothermiques, c'est-à-dire formés par absorption de chaleur et capables de fournir de la chaleur lors de leur décomposition, dont l'édifice moléculaire et l'équilibre sont instables. Les quelques calories nécessaires à un léger échauffement suffisent à ébranler l'édifice et tout le corps se décompose brusquement, avec production d'une chaleur considérable et d'un travail énorme. Les substances cellulaires seraient ainsi comparables à ces explosifs. Or, comme le remarque Lapicque, ce caractère de brusquerie si propre aux phénomènes d'irritabilité, interdit de compter parmi ceux-ci nombre de processus vitaux à variation continue (photosynthèse, etc...).

Il y a lieu de penser que la connaissance physico-chimique plus approfondie du protoplasme permettra un jour de mieux comprendre ces phénomènes si complexes, qui paraissent consister en une réaction au milieu extérieur du système colloïdal instable qu'est le protoplasme ; les travaux fondamentaux de L. Lapicque sur l'excitabilité électrique des protoplasmes animaux et végétaux ouvrent, d'ailleurs, la voie dans ce domaine.

Dans ce chapitre, nous examinerons successivement le conditionnement physico-chimique nécessaire aux manifestations vitales, puis l'action sur le protoplasme de certains excitants : chaleur, lumière, électricité, les manifestations énergitiques de la cellule et, enfin, les tactismes, après quoi nous chercherons à tirer quelques lois générales des phénomènes d'irritabilité.

CONDITIONNEMENT PHYSICO-CHIMIQUE DE LA VIE

La vie est, nous l'avons dit, sous la dépendance de certaines conditions physico-chimiques qui sont : une certaine quantité d'eau, une certaine quantité d'oxygène, une certaine température, une certaine qualité d'aliment, etc... Nous envisagerons ici les conditions d'hydratation, les condi-

tions thermiques, enfin, parmi les conditions chimiques, celles qui concernent la nécessité de certains ions métalliques et celle de certaines valeurs de la concentration en ions H.

Conditions d'hydratation. — Nous avons vu que le cytoplasme est une solution colloïdale de complexes lipoprotéiques et que l'eau est indispensable aux manifestations vitales qui ne peuvent se produire que si le protoplasme est à l'état semi-fluide. Cependant, le protoplasme est susceptible, dans certaines conditions, de se déshydrater, de se transformer en une masse solide ne contenant que très peu d'eau ; mais alors, à cet état d'anhydrobiose correspond un état où les manifestations vitales cessent de se manifester, c'est ce qu'on appelle la vie *ralentie* par opposition à *vie active* ou *manifestée.*

C'est ainsi que les spores des Bactéries et des Champignons, ainsi que les graines des Phanérogames, se déshydratent, lors de leur maturation, et peuvent se conserver pendant un temps plus ou moins long à l'état de vie ralentie, jusqu'au moment où des conditions favorables leur permettent de s'hydrater de nouveau et de se développer. On admet que les micelles exercent une attraction les unes sur les autres et une attraction plus grande sur les molécules d'eau. Pendant cette période de vie ralentie, les micelles protoplasmiques se seraient donc rapprochées et ne seraient plus séparées les unes des autres que par une mince couche d'eau adhérente : les colloïdes cytoplasmiques seraient ainsi désimbibés. Lorsqu'intervient la période d'hydratation qui fait suite à la vie ralentie, les micelles protoplasmiques, grâce à leur pouvoir d'imbibition, attirent l'eau et s'écartent pour lui faire place. Cette interposition de molécules d'eau entre les micelles détermine peu à peu le gonflement du protoplasme et la turgescence de la cellule. L'état de vie ralentie, qui correspond à un état d'anhydrobiose, confère au protoplasme une grande résistance vis-à-vis des actions extérieures (température, etc.). A l'état de vie ralentie, les spores et les graines n'offrent plus que des manifestations vitales imperceptibles. D'anciennes expériences de Van Tieghem et de G. Bonnier ont montré, cependant, qu'elles respirent encore, mais d'une manière tellement faible qu'il faut prolonger pendant plusieurs années les expériences en vase clos pour mettre en évidence leurs échanges gazeux. Les recherches, plus récentes, de P. Becquerel ont démontré que les graines manifestent bien des échanges gazeux très faibles, mais que ceux-ci ne paraissent pas liés à la respiration. En plaçant dans des vases clos séparés des graines intactes, des graines dont on a enlevé le tégument et des fragments de téguments, Becquerel a constaté, après les avoir laissé séjourner un temps prolongé, que les échanges gazeux étaient à peine perceptibles pour des graines dépourvues de téguments, et un peu plus manifestes pour les graines intactes ; c'est pour les fragments de téguments qu'ils étaient le plus accentués. Or, les téguments constituant un tissu mort, on est donc amené à admettre que les échanges gazeux ne proviennent pas d'un phénomène respiratoire, mais d'une simple oxydation comparable au rancissement des graisses.

D'autre part, les graines à l'état de vie ralentie renferment généralement de 10 à 15 % d'eau. MAQUENNE et, après lui, P. BECQUEREL, ont déshydraté plus complètement des graines en les plaçant dans le vide, en présence de baryte caustique, et ont constaté qu'après ce traitement, elles conservaient leur pouvoir germinatif. Or, ces graines complètement déshydratées et encore vivantes ne manifestaient plus aucun échange gazeux. BECQUEREL a même pu les conserver dans des flacons d'hydrogène pendant plusieurs mois sans qu'elles perdent leur pouvoir germinatif .On est donc amené à penser que la vie soit-disant ralentie des graines correspondrait, en réalité, à une vie *latente*, c'est-à-dire à la suspension complète de toute activité vitale.

Dans cet état de déshydratation plus complète, les graines acquièrent une résistance plus grande encore aux agents extérieurs. Elles peuvent résister jusqu'à 100° pendant plusieurs jours,tandis qu'une graine non déshydratée ne supporte que 50°. Elles supportent également des températures très basses. C'est ainsi que BECQUEREL a soumis des graines de divers Phanérogames, toutes préalablement déshydratées et privées d'air, contenues dans des tubes de verre, à la température de — 253° d'un bain d'hydrogène liquide, pendant 77 heures, et à celle de — 270° d'un bain d'hélium liquide pendant 10 h. 1/2. Plusieurs mois après, les tubes furent ouverts et les graines, placées dans des conditions favorables, germèrent aussi bien que celles qui n'avaient pas subi ce traitement.

D'autres expériences de PICTET et JUNG, de CANDOLLE, MC. FAYLER ont montré que des graines, refroidies jusqu'à — 200°, conservent leur pouvoir germinatif. On sait, d'autre part, que les spores des Bactéries et des Champignons, bien desséchées, peuvent supporter jusqu'à + 150°.

Cette vie ralentie peut se prolonger très longtemps. On avait prétendu que des graines trouvées dans des tombeaux égyptiens datant de 3.000 ans avaient conservé leur pouvoir germinatif.Le fait fut reconnu ensuite inexact. Dans des expériences réalisées sur les graines des collections du Muséum, P. BECQUEREL a constaté que les graines les plus anciennes qui avaient conservé leur pouvoir germinatif dataient de 91 ans ; il s'agissait de graines de *Leucaena leucocephala* dont la déshydratation était très forte et les téguments particulièrement imperméables. P. BECQUEREL a montré, en effet, par une série d'expériences, le rôle important que jouent les téguments des graines dans leur résistance au froid et à la chaleur, ainsi que dans la conservation de la graine. Le tégument bien déshydraté rend la graine complètement imperméable, même à un traitement prolongé dans l'alcool ou le chloroforme. Les graines dont le tégument est moins imperméable perdent beaucoup plus vite leur faculté de germer, au bout de 20 ans, souvent moins de 10 ans, 5 ans, quelques mois mêmes, lorsque les réserves sont facilement oxydables.

Ainsi, le protoplasme de la graine, complètement déshydraté, transformé en une masse solide, ne manifestant plus aucune activité vitale, est capable de vivre à nouveau lorsqu'un certain nombre de conditions lui sont offertes.

Les graines et les spores ne sont pas les seuls organismes capables de vivre à l'état de vie ralentie. On connaît quelques Végétaux qui peuvent supporter

une forte déshydratation et passer à l'état de vie ralentie ; tel est le cas de beaucoup de Mousses. Les recherches récentes de Plantefol ont montré que la déshydratation d'une Mousse est accompagnée d'un ralentissement graduel des échanges gazeux dus à la respiration et à la fonction chlorophyllienne. Ceux-ci finissent par devenir imperceptibles lorsque la teneur en eau de la plante devient de l'ordre de 15 %. La plante se trouve alors à l'état de vie latente, ou, tout au moins, de vie très ralentie. Si elle est peu à peu réhydratée, ses échanges gazeux se rétablissent, mais la plante ne retrouve son activité normale que si cette vie ralentie ne s'est pas prolongée au delà de quelques jours. Des Mousses conservées à l'état sec pendant plusieurs mois n'offrent plus, lorsqu'elles sont imbibées à nouveau, que des échanges respiratoires très affaiblis.

Il convient de rapprocher ces faits de ceux observés par P.-A. Dangeard et Pierre Dangeard qui ont montré que des feuilles conservées, par Maquenne, dans le vide, pendant six mois, étaient encore vivantes. Des coupes observées sous le microscope à l'aide de coloration au rouge neutre montraient que le cytoplasme manifestait encore des mouvements et que que les vacuoles accumulaient encore le rouge neutre.

Certains Animaux, Rotifères et Tardigrades, appelés *reviviscents*, sont également susceptibles de supporter une forte déshydratation de leurs tissus et de passer à l'état de vie ralentie.

Ainsi, la vie ralentie est toujours caractérisée par une déshydratation du protoplasme. Celle-ci permet de comprendre la grande résistance des graines à la fois aux fortes et aux basses températures. La déshydratation, en effet, élève la température de coagulation du protoplasme et explique la résistance des graines aux fortes températures. D'autre part, le froid doit provoquer la congélation de l'eau d'imbibition emprisonnant les micelles dans une couche de glace : ce sont donc, par conséquent, les protoplasmes les moins riches en eau qui, seuls, peuvent résister aux températures extrêmes. Le passage de la vie ralentie ou latente à la vie active ou manifestée s'effectue lorsque les spores et les graines sont placées dans les conditions nécessaires à la reprise des phénomènes du métabolisme ; il leur faut d'abord de l'eau, puis une certaine température, une certaine quantité d'air et une certaine quantité d'aliments, c'est-à-dire les conditions nécessaires aux manifestations vitales.

Conditions thermiques. — La température joue un grand rôle dans le développement des cellules. Il y a, pour chaque être vivant, des températures limites, au-dessous et au-dessus desquelles la vie n'est plus possible, et une température optima. C'est ainsi, par exemple, que la température optima est comprise entre 20 et 30°, tandis que la température maxima est située en général entre 40 et 45°. Cette dernière correspond au point de coagulation du protoplasme. Cependant, il existe des Bactéries dites *thermophiles*, vivant dans les eaux thermales, qui sont adaptées à des températures élevées : pour elles, l'optimum se trouve situé entre 50 et 55° et la température maxima entre 65 et 85°. On a même signalé un *Proto-*

coccus dans les geysers de Californie qui vivait à une température de 93°. Il est probable que le protoplasme de ces Végétaux renferme moins d'eau que celui des cellules ordinaires et, sans doute, là encore, peut-on expliquer, par cette faible teneur en eau, cette extrême résistance aux températures élevées, puisque nous l'avons dit, la température de coagulation des protéides s'élève à mesure que la teneur en eau de celle-ci diminue.

Nécessité des ions Na, Ca et K. — La connaissance de la constitution colloïdale du cytoplasme a montré qu'en dehors des conditions que nous venons d'énumérer, la vie n'est possible qu'en d'autres conditions qui étaient ignorées jusqu'ici. L'une de ces conditions est la présence, dans le milieu où se trouvent placées les cellules, de certains ions.

Les recherches de J. Lœb, sur un Poisson de mer,le *Fundulus*, ont montré que les œufs de ce Poisson, lorsqu'on les place dans l'eau distillée additionnée de chlorure de sodium (solution isotonique), arrêtent leur développement au bout de peu de temps et ne donnent aucun embryon. Si l'on ajoute séparément, à la solution de chlorure de sodium, soit un peu de chlorure de potassium, soit un peu de chlorure de calcium, il y a survie notable dans les deux cas. Si l'on ajoute, enfin, les deux sels à la fois, la vie se maintient indéfiniment et le développement se fait normalement.

D'autres recherches, effectuées par Lœb et par Ostwald, sur un Crustacé marin du genre *Gammarus* ont abouti au même résultat. Il résulte de ces recherches que les ions Na, K et Ca sont toxiques, mais que chacun de ces ions est antitoxique pour les deux autres.

L'eau de mer qui comprend, dans des proportions déterminées, ces trois ions, constitue donc un milieu tout à fait favorable à la vie. Ces trois ions sont contenus également dans le sérum des Animaux. On a donc conclu de ces données que, si les ions Na, K et Ca sont nécessaires, c'est que les Animaux sont adaptés à ce milieu et on y a trouvé un argument en faveur d'une théorie qui fait dériver tous les Animaux des Animaux marins.

Cependant, il ne semble pas en être ainsi, car les recherches d'Osterhout ont démontré que les mêmes phénomènes s'observent dans les Végétaux. Ce savant a constaté que les Algues d'eau douce, telles que les Spirogyres, vivent beaucoup plus longtemps dans une solution équilibrée des trois ions, que dans une solution de chlorure de sodium seul. Ces faits sont à rapprocher de ceux observés par Guilliermond, qui a constaté que les solutions isotoniques de chlorure de sodium sont toxiques pour les cellules végétales et que même les solutions isotoniques de saccharose ne préservent pas longtemps les cellules végétales de toute altération : on constate, en effet, comme dans l'eau pure, une vésiculisation des chondriosomes. Les recherches de L. Lapicque ont confirmé celles d'Osterhout sur la nécessité des ions Na, K, et Ca pour le maintien de la vie des cellules végétales et ces auteurs ont attribué les altérations qui se produisent dans les cellules observées dans l'eau pure, non à l'hypotonie de ce liquide, mais au fait que l'eau est toxique en l'absence de ces ions.

On admet, à la suite des observations de Loeb et Osterhout, que le lieu d'action des ions où jouent les phénomènes d'antagonisme est la paroi cellulaire. D'une manière générale, Na augmente la perméabilité cellulaire et, par suite, tend à augmenter les échanges ; Ca agit en sens inverse par une sorte d'action de tanage, en diminuant la perméabilité. Osterhout a montré que la pénétration dans une cellule végétale de chlorure de sodium seul est beaucoup plus rapide que celle des sels d'une solution équilibrée. C'est ainsi que des solutions de 10 gr. 82 de chlorure de calcium par litre et de 21 gr. 92 de chlorure de sodium par litre ne provoquent pas la plasmolyse des cellules de Spirogyres lorsqu'on fait agir chacune de ces solutions séparément. Mais un mélange contenant 100 cmc. de solution de $Ca\,Cl^2$, à la concentration de 10,82 °/₀₀, et 100 cmc. de Na Cl, à la concentration de 21,93 °/₀₀, plasmolyse rapidement les cellules. Il n'y a donc absorption des sels que dans le premier cas et cela est dû à l'action du chlorure de calcium qui rend la membrane moins perméable au chlorure de sodium.

Il résulte donc de ces travaux que, dans une observation vitale, l'isotonie du milieu employé a beaucoup moins d'importance que la proportion déterminée des ions Na, Ca et K. Ces données ont une grande importance en Cytologie. Elles nous montrent que le sérum physiologique utilisé pour l'examen des cellules animales n'a rien de physiologique et que l'on doit lui préférer le liquide de Ringer-Locke qui est une solution équilibrée, renfermant en proportion déterminée les ions Na, Ca et K. Ce liquide employé dans les cellules végétales a donné de très bons résultats.

Nécessité de certaines valeurs du pH. — Enfin, les propriétés des colloïdes et les réactions chimiques qui se passent en leur sein sont influencées par des variations même très faibles de la teneur en ions H. Par une légère variation d'acidité, la vie cellulaire est troublée et la mort survient, par suite d'un début de floculation. L'hyperalcalinité produit aussi des troubles qui entravent la vie.

Un être vivant, quel qu'il soit, ne peut donc vivre qu'entre des limites données de concentration en ions H^+, limites qui déterminent ce qu'on peut appeler la *réaction vitale*. Ces limites peuvent être plus ou moins larges suivant les cas ; mais l'optimum est situé, d'une manière générale, plus près de la limite alcaline que de la limite acide. L'existence d'un pH optimum différent pour chaque espèce constitue l'un des problèmes les plus importants de biologie générale, car il contribue à conditionner la répartition des espèces végétales et animales à la surface de la terre ou des mers.

Un exemple de l'influence du pH sur la vie nous est offert par les Bactéries. Voici un tableau du à Kopaczewski (emprunté à Dognon) qui nous renseigne sur les limites du pH dans lesquelles peuvent vivre un certain nombre d'espèces de Bactéries et sur leur pH optimum :

	pH limites
Bacille paratyphique B	3,44-8,36
B. typhique	3,72-8,88
B. Flexner	3,80-8,84
Staphylocoque	4,00-9,00
B. coli	4,67-9,33
B. diphtérique	5,70-8,20

	pH optimum
Pneumocoque	6,6
Streptocoque	6,3
Staphylocoque doré	6,4
Gonocoque	6,3
B. coli	7,1
Vibrion cholérique	6,7
B. anthracis	6,2
B. pyocyaneus	7,9
B. typhique	7,9
B. diphtérique	6,5
B. proteus vulgaris	6,4
B. dysentérique	6,7

ACTION DE DIVERSES EXCITATIONS PHYSICO-CHIMIQUES SUR LES CELLULES

L'irritabilité se manifeste surtout lorsqu'on soumet des cellules à des conditions qui, sans être incompatibles avec la vie, sont cependant anormales. Ces conditions sont des *excitants*. On réserve ce nom aux causes qui apportent des troubles suffisamment profonds pour être vus à l'œil et qui se traduisent par des changements de formes ou des mouvements accessibles à nos sens. Un excitant représente donc une variation brusque dans la quantité d'énergie fournie à la cellule : celle-ci peut provenir de réactions chimiques et beaucoup de substances excitent la cellule mise à leur contact. Elle provient aussi de l'énergie déjà manifestée sous forme mécanique, thermique, lumineuse. Il y a donc des excitants chimiques, mécaniques, thermiques.

Excitants chimiques. — Une expérience de Kühne nous montre l'effet d'un excitant chimique, l'oxygène. Elle consiste à placer un plasmode de *Didymium* dans un matras plein d'eau privée d'air par ébullition, et renversé sur une cuvette à mercure, et à introduire ensuite, dans le matras, une bulle d'oxygène. Dès l'introduction de cette bulle d'oxygène, on voit le plasmode, resté jusqu'à ce moment immobile, s'étaler et émettre des pseudopodes. L'action de diverses substances chimiques se traduit

souvent, dans les cellules, par une accélération des courants cytoplasmiques : beaucoup de ces substances agissent en abaissant la tension superficielle (Seifriz, Fitting).

Parmi les excitants chimiques, il faut citer les anesthésiques (éther, chloroforme) qui, maniés avec précaution, ne détruisent pas les cellules, mais suspendent en partie leur activité chimique. Dans des expériences classiques, Cl. Bernard a montré que les anesthésiques empêchent la fermentation alcoolique du sucre par les Levures : les cellules ne sont pas tuées et reprennent leur activité dès qu'on les soustrait à l'action de l'anesthésique. Les Algues vertes, placées dans de l'eau additionnée de chloroforme, suspendent leur assimilation chlorophyllienne et la reprennent dès qu'on les place dans de l'eau sans chloroforme. Les graines placées sur une éponge humide, dans une éprouvette traversée par un courant d'air chargé de chloroforme, demeurent inertes, et germent dès qu'on remplace le courant d'air chargé de vapeurs de chloroforme par un courant d'air pur. Les anesthésiques arrêtent le mouvement de glissement de certaines Algues (Diatomées, Desmidiacées, Oscillaires) ; ceux-ci reprennent lorsqu'elles sont placées dans des conditions normales. Ils arrêtent aussi les mouvements de la Sensitive.

Les recherches de Seifriz ont fait ressortir l'action de certains agents chimiques sur les mouvements du cytoplasme des cellules d'*Elodea canadensis*. Parmi les substances excitantes, il faut citer l'alcool amylique, le saponoside et les hétérosides similaires, le chlorure de strontium, le chlorure de baryum et le cuivre. Selon l'auteur, ces agents agiraient en réduisant la viscosité, en faisant décroître la tension superficielle et en altérant la charge électrique. Fitting a aussi montré que certaines substances, telles que les acides organiques, surtout les aminoacides, augmentent considérablement l'intensité des courants cytoplasmiques. Enfin, Strugger a constaté que les mouvements, dans la racine d'Orge, sont accélérés à un pH de 6 à 5,85.

Les poisons sont aussi parmi les excitants chimiques.

Ce sont des substances qui, introduites dans la cellule, déterminent une altération du protoplasme. Leurs modes d'action et la manière dont les cellules se comportent vis-à-vis d'elles sont très variables, ce qui montre combien est variable le comportement des protoplasmes. Pour n'en citer qu'un exemple, les recherches sur la toxicité des colorants vitaux (cf. p. 295) ont montré que si l'on cultive les Champignons du genre *Saprolegnia* dans un milieu additionné de 5 mg. % de rouge neutre, on obtient un développement normal ; à partir de cette concentration et jusqu'à près de 6 cgr. %, le Champignon donne lieu à un développement de plus en plus réduit ; au delà, le Champignon meurt. Au contraire, l'*Oidium lactis* supporte des doses de rouge neutre voisines de 30 gr. %. Rappelons, en outre, que les Champignons peuvent vivre dans des solutions de substances toxiques qui tueraient en quelques minutes la plupart des cellules des autres Végétaux.

Le mode d'action des poisons est mal connu. Les doses toxiques sont souvent si faibles qu'on ne peut invoquer des phénomènes osmotiques

pour l'expliquer. Celui-ci semble plutôt d'ordre chimique. Il y a des poisons qui tuent le protoplasme, tels que la plupart des acides, le formol et les alcools forts. D'autres poisons agissent par un mécanisme inconnu : ils forment sans doute, avec certains constituants du protoplasme, des composés insolubles.

Beaucoup de poisons, à une très faible dose, agissent comme excitants et, pour eux, il y a une dose excitante et une dose mortelle. C'est ainsi, par exemple, que les travaux de Bienarcki ont montré que les antiseptiques à petites doses exaltent progressivement, chez les Levures, la fonction ferment jusqu'à une certaine limite au delà de laquelle la Levure meurt. En habituant les cellules à vivre à des doses plus fortes, on arrive à les accoutumer à supporter ces doses.

En étudiant l'action des fluorures et de l'acide fluorhydrique sur les Levures, on trouve qu'il existe une concentration optima pour la fonction végétative et une autre, plus élevée, pour la fonction ferment. Quand le pouvoir fermentatif est le plus grand, la végétation est presque nulle. Or, en faisant pousser des Levures dans des milieux progressivement de plus en plus fluorés, Effront est arrivé à les accoutumer à végéter activement à la concentration optimum pour la fermentation, concentration où, avant l'accoutumance, elles ne végétaient pas.

Les travaux de Ch. Richet, Cardot et Mlle Bachrach, ont montré qu'il était possible d'accoutumer les ferments lactiques à certaines doses d'acide lactique. Les Bactéries ont conservé ensuite cette accoutumance après avoir été placées, pendant plusieurs générations, dans des conditions normales.

Les poisons, donnés à doses insuffisantes pour provoquer la mort, peuvent déterminer des modifications de forme importantes des cellules. C'est ainsi qu'en cultivant le *Bacillus pyocyaneus* dans des milieux additionnés de faibles doses d'antiseptiques, Guignard et Charrin ont obtenu, selon l'antiseptique employé, des modifications de forme extrêmement diverses : des cellules de ce Bacille offrant toutes les transitions entre la forme sphérique et celle de longs filaments rectilignes ou spiralés.

Excitants thermiques. — Les excitants thermiques se manifestent dans les cellules par une augmentation de vitesse des courants cytoplasmiques, lorsqu'ils sont employés d'une manière modérée. Au delà d'une certaine température, ces courants s'arrêtent et il y a paralysie. C'est ainsi qu'en chauffant à 45° des poils staminaux de *Tradescantia*, Kühne a constaté que les trabécules cytoplasmiques se contractent et se transforment en chapelets de sphères (fig. 223) ; il y a alors paralysie.

On sait depuis longtemps, d'autre part, que les variations de la température ont une influence profonde sur les cellules. Les expériences de Pasteur sur le *Bacillus anthracis* nous en donnent un exemple. Rappelons qu'en cultivant ce Bacille, pendant plusieurs générations, à une température très supérieure à la température optima pour son développement, à 42°5, Pasteur a constaté qu'il ne sporule plus et ne sécrète plus de toxine. Si on le

cultive de nouveau dans les conditions normales, c'est-à-dire à 37-38°, il sporule de nouveau, mais ne recouvre plus sa propriété de sécréter des toxines ; il est devenu avirulent.

Hansen est arrivé, en cultivant des Levures à des températures élevées, à obtenir des races ayant perdu la propriété de sporuler. Il existe, chez les Levures, une température maxima au delà de laquelle ces Champignons ne forment plus de spores ; celle-ci est toujours inférieure à la température maxima pour le bourgeonnement, en sorte qu'à partir d'une certaine température, une Levure ne sporule plus, mais continue à bourgeonner. En cultivant des Levures, pendant de nombreuses générations, à une température située entre ces deux limites, Hansen a obtenu des races qui, replacées dans les conditions normales, ne formaient plus de spores et constituaient des races asporogènes stables. D'autre part, en soumettant le *Bacterium aceti* à des températures trop élevées (40°), Hansen a obtenu des cellules géantes et renflées en fuseau.

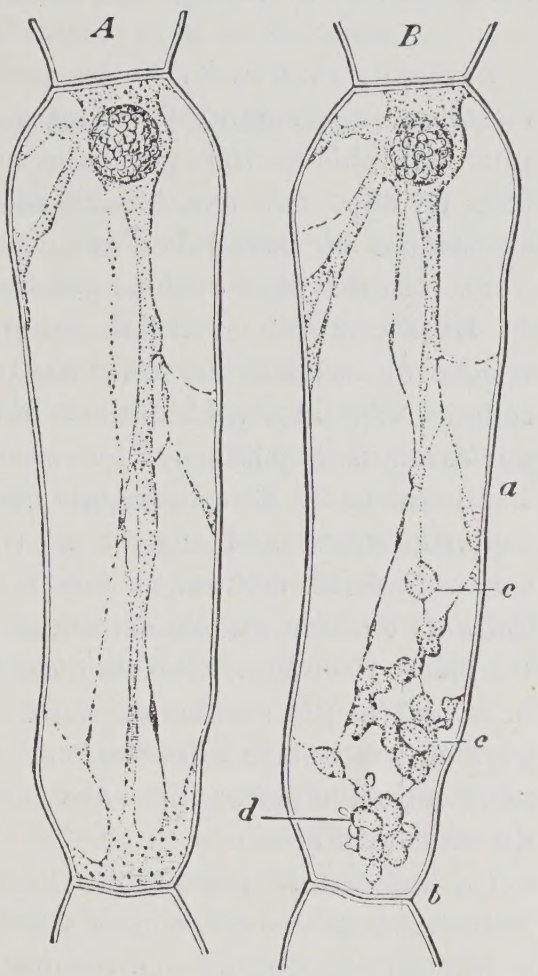


Fig. 223. — Cellules d'un poil staminal de *Tradescantia*. — A, avec trabécules cytoplasmiques normalement disposés et présentant des courants normaux. — B, après une forte excitation : les trabécules cytoplasmiques sont devenus moniliformes (d'après Kühne).

D'un ensemble de recherches effectuées sur les cellules animales, mais qui semblent pouvoir s'appliquer aussi aux cellules végétales, sur les limites de l'échelle thermique où se déroulent les phénomènes vitaux, il résulte qu'une élévation de chaleur exalte les phénomènes du métabolisme, tandis qu'un abaissement d'un degré provoque, au contraire, leur ralentissement. C'est ainsi qu'on a obtenu, chez certains Animaux, un prolongement de vie par refroidissement et, inversement, une diminution de vie par augmentation de la température.

Excitants lumineux. — Engelmann a constaté que le *Bacterium photometricum* se meut rapidement, par battement de ses cils, tant qu'il est éclairé ; mais, aussitôt qu'on le place à l'obscurité, les mouvements s'arrêtent ; ils reprennent lorsque, de nouveau, on le porte à la lumière. La lumière augmente aussi la vitesse de la circulation du cytoplasme.

L'action des rayons ultra-violets et des rayons X sur les cellules a été

l'objet de nombreux travaux qui démontrent qu'en général ils agissent surtout sur le noyau dont ils arrêtent la division (cf. p. 1028).

Excitants mécaniques. — Les excitants mécaniques agissent sur la circulation du cytoplasme. Il suffit de léser une partie d'un tissu pour déterminer une accélération des courants cytoplasmiques. Une légère pression exercée sur la lamelle du microscope suffit à produire cet effet.

Excitants électriques. — Ils présentent un intérêt spécial : un courant électrique est, comme l'a montré LAPICQUE, l'excitant le plus précis et le plus maniable de tout protoplasme, animal ou végétal : son intensité peut être, en effet, très exactement mesurée et graduée. L'action des excitants électriques sur la cellule n'est, cependant, pas encore parfaitement connue. Toutefois, des observations précises ont été publiées, dans ce domaine, par L. LAPICQUE et ses collaborateurs (Mme LAPICQUE, Daniel AUGER). Il résulte de ces travaux que, dans certains cas, l'excitation électrique des cellules végétales est traduite morphologiquement : chez les Spirogyres, par exemple, le passage, à travers les cellules, d'un courant continu d'intensité convenable détermine une contraction très manifeste du ou des chloroplastes spiralés. Dans d'autres cas, les effets de l'excitation électrique sont appréciés, comme l'a fait D. AUGER pour les Cucurbitacées, par les *courants d'action* qu'elle détermine ; ces courants sont dus, comme l'a montré LAPICQUE, à un trouble dans l'état de polarisation électrique des cellules irritées ; la surface de toute cellule est chargée positivement par rapport au protoplasma interne ; or, toute surface excitée devient électriquement négative par rapport aux points voisins non excités : d'où apparition du courant d'action.

En appréciant, par l'un ou l'autre de ces critères, la vitesse de réponse à des excitations de cellules végétales diverses, L. LAPICQUE et ses collaborateurs ont obtenu des résultats d'une grande importance. Les lois de l'excitation électrique sont essentiellement les mêmes pour les cellules végétales et pour les cellules animales ; mais la réponse au stimulus électrique des cellules végétales est, en général, plus lente que celle des cellules animales ; la *chronaxie*, ou valeur du temps d'excitation, est, en effet, beaucoup plus élevée, en moyenne, chez les Végétaux que chez les Animaux ; la chronaxie d'un chloroplaste de Spirogyre est de 8 secondes, c'est-à-dire 25.000 fois plus élevée que celle d'un muscle strié (gastrocnémien de Grenouille) ; celle des cellules des feuilles de Cucurbitacées est de 0,3 à 0,5 secondes, de l'ordre de celle d'un muscle lisse ; enfin, la chronaxie de la Sensitive est de 0,03 seconde, analogue à celle d'une Sangsue.

MANIFESTATIONS ÉNERGÉTIQUES DE LA CELLULE

Au cours du métabolisme cellulaire, il y a mise en liberté, par la respiration, de l'énergie chimique accumulée par l'aliment. Celle-ci est utilisée, soit aux phénomènes chimiques qui se produisent dans la cellule et dont il

vient d'être question, soit à des manifestations motrices, sous forme d'*énergie mécanique* (mouvements internes ou externes du protoplasme), soit à des *manifestations calorifiques*, soit, dans certaines cellules, à des *manifestations électriques* ou *lumineuses*. Il y a donc constamment mutation d'énergie.

Nous étudierons ces manifestations énergétiques à deux points de vue ; d'abord, nous décrirons leur allure générale ; puis nous envisagerons leur orientation, c'est-à-dire ce qu'on désigne sous le nom de *tactismes*.

Allure générale des manifestations énergétiques de la cellule.

Manifestations motrices. — Le cytoplasme est comme on l'a vu déjà, doué de motilité ou contractilité, qui se manifeste dans la plupart des cellules par des mouvements internes que nous avons déjà étudiés.

Mais, à côté de ces mouvements internes, il existe, dans certaines cellules qui ne sont pas recouvertes par une membrane cellulosique, des mouvements externes qui permettent à ces cellules de se déplacer ; c'est ce qu'on observe, par exemple, dans les myxamibes et dans le plasmode des Myxomycètes. Ces mouvements consistent en l'apparition, à la surface de la cellule ronde, d'une saillie digitiforme qu'on désigne sous le nom de *pseudopode*, dont la formation constitue la phase expansive du mouvement. Lorsque le pseudopode a atteint une certaine longueur, survient la phase de contraction, pendant laquelle le pseudopode rentre dans la cellule. Si l'extrémité du pseudopode reste adhérente à un corps solide, la cellule se trouve attirée vers le point de fixation et exécute un mouvement de progression dont l'étendue est égale à la longueur du pseudopode. La forme et les dimensions du pseudopode sont extrêmement variables. Souvent, il se produit, en même temps, plusieurs pseudopodes de dimensions variables pouvant s'anastomoser entre eux. Ces pseudopodes permettent à la cellule de se mouvoir et, en même temps, de capter des corps alimentaires solides qu'elle englobe et incorpore pour les digérer. Lorsqu'on observe, à un fort grossissement, ces pseudopodes, on constate que, pendant leur formation, ils sont le siège d'un courant centrifuge accusé par des déplacements de granulations et qui, pendant la phase de contraction, fait place à un courant centripète. Ces mouvements portent le nom de mouvements amiboïdes.

Dans d'autres cellules, on trouve des formations permanentes qui constituent de véritables organes moteurs auxquels on donne le nom de flagelles, ou cils vibratiles (Euglènes, Bactéries, zoospores d'Algues et de Champignons, spermatozoïdes). Ce sont de fines expansions cytoplasmiques, douées d'une certaine rigidité, mais très flexibles, animées d'un mouvement d'oscillation, de rotation ou d'ondulation. On donne le nom de *flagelles* aux formations de ce genre qui sont plus longues et moins nombreuses, comme c'est le cas dans les spermatozoïdes ou certaines zoospores et dans quelques Bactéries, et l'on réserve, parfois, celui de *cils vibratiles* à ceux qui sont très petits et disposés en grand nombre sur toute la surface de la cellule, comme

dans diverses Bactéries (Bacille d'Eberth, *Bacillus subtilis*, etc.), dans quelques zoospores et même dans certains spermatozoïdes (spermatozoïdes des Cycadales).

Les flagelles sont animés d'un mouvement de rotation, en décrivant un cône dont le sommet est leur point d'attache à la cellule, ou d'un mouvement d'ondulation hélicoïdal. Ils sont situés à la partie antérieure, celle qui se dirige en avant pendant la progression, comme dans les cellules d'Euglènes. Souvent, il n'y a qu'un seul flagelle ; parfois il en existe deux (spermatozoïdes des Bryophytes) ou un plus grand nombre (spermatozoïdes des Fougères). Dans certains cas, il peut y avoir deux flagelles disposés sur une face latérale légèrement concave (zoospores des Péronosporacées). Dans les spermatozoïdes des Fucales, on trouve également deux flagelles situés latéralement ; l'un, beaucoup plus long et dirigé en arrière, sert de gouvernail, tandis que l'autre, plus court et dirigé en avant, sert de rame (cf. p. 705).

Les cils vibratiles sont disposés, le plus souvent, sur toute la surface de la cellule et offrent des mouvements de battements, d'oscillations qui ont lieu sur une même place et d'une même manière.

Dans les Spirochètes, il existe une sorte d'organe moteur très spécial, qui porte le nom de *membrane ondulante* : on peut le considérer comme un flagelle qui se serait uni, sur toute sa longueur, avec la surface de la cellule par une mince lamelle cytoplasmique (cf. p. 275).

La cause des mouvements amiboïdes et des mouvements des cils et des flagelles est encore peu connue. Cependant, il semble qu'ils soient tous attribuables à des changements de tension superficielle, à la surface de la cellule, quand il s'agit de mouvements amiboïdes.

Certains Végétaux (Diatomées, Desmidiacées, Cyanophycées, Bactéries) présentent des mouvements de culbute ou d'oscillation. On n'est pas encore bien renseigné sur la cause de ces mouvements ; mais on admet, en général, que, dans beaucoup de cas, les cellules sécrètent à travers leur membrane des substances visqueuses qui forment des sortes de filaments s'allongeant par suite de la sécrétion continue, et qui repoussent la cellule loin du point où le produit de sécrétion a été d'abord éliminé. La cellule est poussée progressivement en avant par le produit d'excrétion qui s'accumule derrière elle.

Manifestations calorifiques. — Une partie de l'énergie chimique libérée peut se manifester sous forme d'énergie thermique. C'est ce qui se produit dans de nombreux cas, par exemple chez les Levures, au cours de la fermentation alcoolique : il est facile de constater qu'elles dégagent de la chaleur dans les flacons où elles produisent cette fermentation.

Manifestations lumineuses. — Certaines Bactéries, dites photogènes, peuvent devenir phosphorescentes. On trouve ces Bactéries parfois dans les viandes de boucherie et surtout sur les cadavres de Poissons. D'après les travaux de Raphaël Dubois, cette production de lumière tiendrait à la présence de deux substances, non lumineuses isolément : l'une est une dias-

tase oxydante, la *luciférase*, l'autre, une substance probablement protéique, la *luciférine* et oxydable par la diastase avec dégagement d'énergie lumineuse.

Tactismes.

Les recherches de Stahl, Pfeffer et Massart ont montré que les cellules libres et mobiles (Protozoaires, Protophytes, zoospores, spermatozoïdes) sont attirées ou repoussées par certains corps chimiques ou par certains agents physiques tels que la lumière et la chaleur. On a désigné ces phénomènes sous le nom de *tactismes*, en les distinguant des tropismes, nom réservé aux facteurs qui déterminent des effets analogues sur un organe, c'est-à-dire sur un groupement de cellules ou de tissus, en voie de croissance.

Ces tactismes peuvent exercer sur les cellules une action attractive ou répulsive : dans le premier cas, on dit qu'ils sont *positifs*, tandis que dans le second ils sont *négatifs*. Les tactismes sont une des manifestations de l'irritabilité protoplasmique.

Chimiotactisme. — Le tactisme le mieux connu, et peut-être le plus important, est le chimiotactisme.

On désigne sous ce nom le phénomène d'attraction ou de répulsion qu'exercent, sur les cellules mobiles, certaines substances chimiques. On doit surtout la connaissance de ce phénomène aux expériences classiques de Pfeffer sur les spermatozoïdes des Fougères et des Mousses ; ces expériences consistent à remplir un tube capillaire d'une solution de la substance dont on veut étudier l'action et à plonger l'une des extrémités du tube dans une goutte suspendue à une lamelle dans une chambre humide et contenant les cellules mobiles que l'on a choisies pour réaliser l'expérience. Le liquide du tube capillaire diffuse lentement et, au bout d'un certain temps, on voit les cellules se rapprocher du tube capillaire et pénétrer dans son intérieur ou, au contraire, s'en éloigner, selon que le chimiotactisme est positif ou négatif. On peut aussi réaliser l'expérience en plaçant, l'une à côté de l'autre, sur une lame de verre, deux gouttes, l'une d'un liquide renfermant les cellules mobiles, l'autre d'une solution contenant la substance à expérimenter ; on établit ensuite une communication étroite entre les deux gouttes et, selon l'action positive ou négative de la substance, les cellules s'en rapprochent ou s'en éloignent.

Par ce procédé, Pfeffer a montré que les spermatozoïdes des Fougères sont attirés par des solutions de 0,05 % et même de 0,01 % d'acide malique, substance qui, d'ailleurs, a été retrouvée dans le col de l'archégone de ces mêmes Fougères : les spermatozoïdes se groupent vers l'orifice du tube capillaire et pénètrent dans celui-ci. Les combinaisons dissociables d'acide malique, c'est-à-dire les malates (l'éther diéthylique de l'acide malique est dépourvu de toute propriété, d'après Pfeffer et Woegler) produisent le même effet chimiotactique.

Lorsque la diffusion de l'acide malique (ou du malate) dans la goutte est achevée, c'est-à-dire lorsque l'acide est réparti dans celle-ci d'une

manière homogène, les spermatozoïdes se dispersent, aucune action attractive ne s'exerçant désormais sur eux. Si l'on veut alors mettre en évidence, de nouveau, leur chimiotactisme, il faut introduire dans la goutte, par le tube capillaire, une solution d'acide malique plus concentrée ; or, PFEFFER a reconnu que cette solution doit, pour exercer un début d'effet chimiotactique, être au moins 30 fois plus concentrée en acide que la solution dans laquelle sont suspendus les spermatozoïdes ; et ce rapport 30/1 est absolument constant, quelles que soient les concentrations en acide malique ; quand celles-ci sont trop élevées, seul, le signe du chimiotactisme se trouve changé : de positif, il devient négatif. L'existence de ce rapport constant entre la valeur d'une excitation et la valeur minima de l'excitation consécutive produisant une nouvelle réaction est une propriété générale de toute cellule sensible et, sans doute, de toute cellule vivante ; c'est l'existence de ce rapport que formule la loi de WEBER-FECHNER. Seule varie, suivant les cellules, la valeur du rapport ; elle est de 1/30 pour les cellules sensorielles de la main (sensibilité à la pression), de 1/100 pour les cellules rétiniennes. Cette valeur paraît donc être beaucoup plus faible pour les cellules sensorielles animales que pour les cellules végétales.

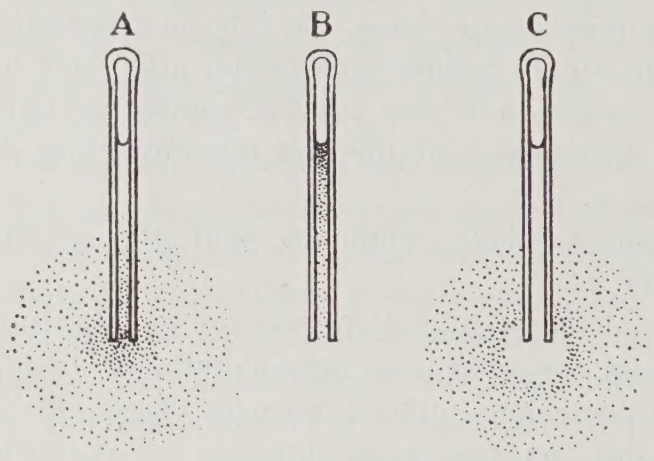


FIG. 224. — A, tube capillaire rempli d'extrait de viande ; les Bactéries y sont attirées en grand nombre. — B, Les Bactéries s'accumulent au contact de la bulle d'air contenue dans le tube capillaire. — C, tube contenant de l'extrait de viande *acidifié* : les Bactéries s'éloignent de l'orifice (d'après PFEFFER, 1888).

PFEFFER a constaté, en outre, que les spermatozoïdes des Mousses sont attirés par une solution très faible de saccharose (0,001 %) et que les zoospores de certaines Algues sont attirées par l'urée, l'asparagine, la créatine et la taurine.

Les expériences de MASSART ont montré que le carbonate de potassium à 0 gr. 0069 % attire les Bactéries et les fait pénétrer dans le tube capillaire. D'autres expériences faites, par le même auteur, avec des solutions concentrées de divers sels, sur différentes Bactéries (*Spirillum undulum*, *Bacillus megatherium*, Flagellés), ont établi que les cellules se comportent de deux manières : les unes pénètrent et sont plasmolysées, d'autres y entrent et s'adaptent à la concentration. L'excitation produite par les solutions salines est variable selon le poids moléculaire et la structure moléculaire de la substance considérée; la répulsion exercée sur les mêmes cellules est inversement proportionnelle au poids moléculaire et proportionnelle au coefficient isotonique. Les substances qui pénètrent facilement dans les cellules, telles que le nitrate de potassium, l'urée, le glycérol, paraissent faire exception à cette règle.

D'autres expériences, réalisées par PFEFFER sur diverses Bactéries (fig. 224),

par Ali-Cohen sur des Bactéries pathogènes, notamment celles du typhus et du choléra ont fait ressortir que le bouillon de viande, le

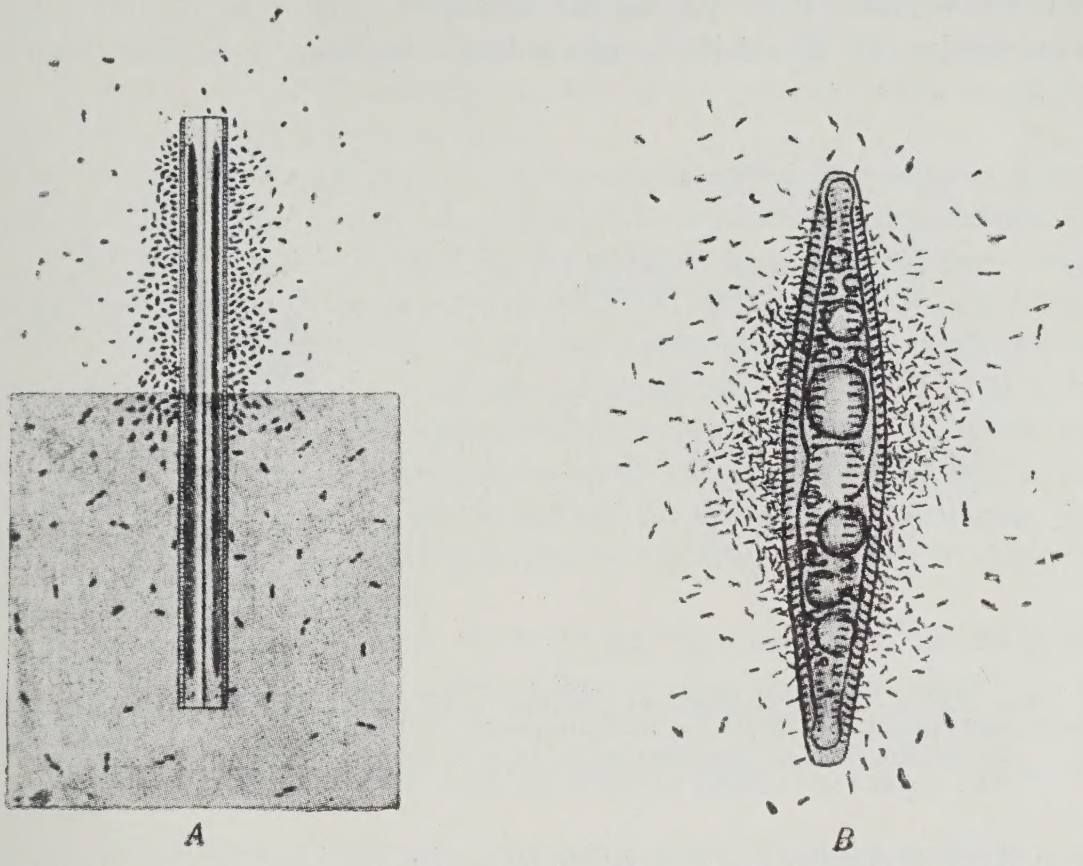


Fig. 225. — A, Attraction des Bactéries par la moitié éclairée d'une Diatomée (d'après Engelmann). — B, Des Spirochètes s'accumulent autour d'une *Pinnularia* éclairée (d'après Verworn).

bouillon de peptone et les sels de potassium exercent une action chimiotactique très active sur ces organismes.

Les gaz peuvent avoir également une action chimiotactique. Pfeffer a constaté que le *Bacillus subtilis*, lorsqu'on l'introduit dans une goutte d'eau, sous une lamelle, vient toujours se placer sur le bord de la lamelle, là où il y a le plus d'oxygène. Si l'on a soin de placer dans l'eau où se trouvent les Bactéries, une bulle d'air, les Bactéries sont attirées par celle-ci et viennent l'entourer.

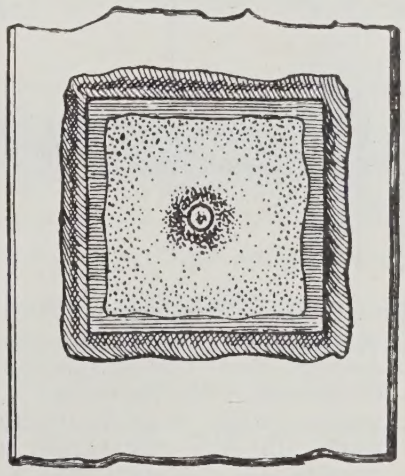


Fig. 226. — Bactéries aérobies montées, dans une préparation, en même temps qu'une Algue verte unicellulaire située au centre ; à la lumière, les Bactéries vont s'accumuler autour de l'Algue (d'après Pfeffer, 1888).

Engelmann a montré que lorsqu'on place, dans une même goutte d'eau, des Diatomées et le *Bacillus termo* qui est très avide d'oxygène, et qu'on éclaire fortement la préparation, on constate que le Bacille vient s'accumuler autour des cellules de Diatomées, attiré par l'oxygène qu'elles rejettent par leur assimilation chlorophyllienne. Si, à un moment donné, l'Algue change de place, les Bacilles restent d'abord immobilisés ;

mais, au bout de quelques instants, l'oxygène fait défaut et, en moins de deux minutes, les Bacilles se précipitent de nouveau vers l'Algue. Si la Diatomée est éclairée par moitié, la partie éclairée est bientôt entourée d'un essaim de Bactéries ; mais celles-ci négligent la moitié obscure de

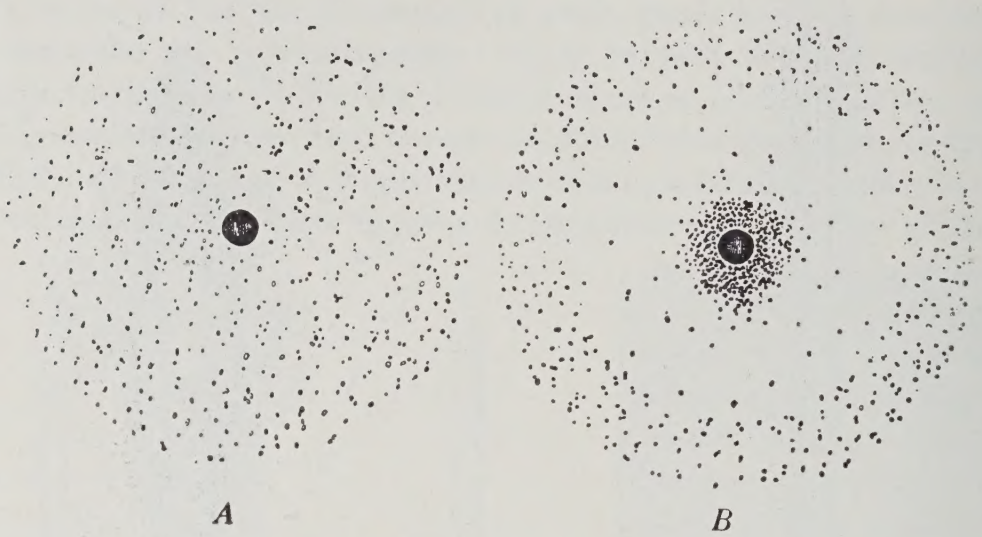


Fig. 227. — Même phénomène que dans la fig. 226, mais représenté à un plus fort grossissement. — A, à l'obscurité, les Bactéries sont uniformément dispersées dans la préparation. — B, à la lumière, les Bactéries s'accumulent autour de l'Algue (d'après Pfeffer, 1888).

laquelle ne se dégage pas d'oxygène (fig. 225 ; Cf. aussi fig. 226 et fig. 227).

Engelmann a cherché à établir quelle est la concentration minima d'oxygène capable d'attirer le *Bacillus termo* et a trouvé que ce Bacille est susceptible de réagir à un trimillionnième de milligramme de ce gaz. Ce savant a utilisé cette propriété du *Bacillus termo* pour démontrer le rôle des bandes d'absorption de la chlorophylle dans le dégagement d'oxygène, en mélangeant dans une même préparation, une Algue filamenteuse avec ce Bacille, et en faisant tomber sur la préparation un microspectre (fig. 228).

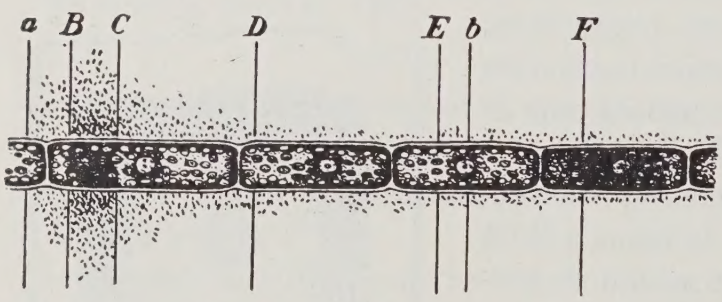


Fig. 228. — Expérience d'Engelmann : Bactéries, montées, en même temps qu'un filament d'*Œdogonium*, dans une préparation éclairée par un microspectre : les Bactéries s'accumulent dans la région rouge, siège du dégagement d'oxygène (la partie la plus réfrangible du spectre n'est pas représentée ; d'après Engelmann, 1894).

A la suite de ses recherches, Pfeffer a admis que ce sont des excitations chimiotactiques de cette nature qui attirent les Champignons parasites dans l'ouverture des stomates qu'ils parasitent et leur permettent de pénétrer à l'intérieur des feuilles. Ce sont ces mêmes excitations qui joueraient un rôle dans certaines associations symbiotiques, qui provoqueraient l'attraction des gamètes dans la conjugaison et dirigeraient les spermatozoïdes dans les éléments reproducteurs femelles. Les

expériences de Miyoshi ont effectivement démontré que c'est une excitation de nature chimique qui porte le tube pollinique à la rencontre de l'ovule, car, si le micropyle est injecté de sucre, le tube pollinique se dirige vers lui et pénètre dans son intérieur, tandis qu'il ne subit aucun mouvement vers le micropyle si l'instillation est faite avec une solution qui ne possède aucun pouvoir chimiotactique.

Lillie a prouvé, de son côté, que les spermatozoïdes d'Oursins et d'Annélides sont attirés vers l'œuf par une substance sécrétée par ce dernier et dont l'effet est spécifique et à laquelle il a donné le nom de *fertilizine* ; cette sécrétion n'existe que dans la période où l'œuf est fécondable et s'arrête aussitôt après la fécondation. L'eau de mer ayant contenu des œufs de ces Animaux renferme encore cette substance, ce qui lui confère des propriétés attractives vis-à-vis de leurs gamètes mâles. On a constaté également que les spermatozoïdes de certains Animaux ont un chimiotactisme positif pour les solutions faibles de potasse, de phosphate de soude, d'ammoniaque, de lithine et un chimiotactisme négatif pour le nitrate, le sulfate, le chlorate et le carbonate de potassium.

On admet, d'autre part, que le *Bacillus radicicola* est attiré par les poils absorbants des racines de Légumineuses grâce à une secrétion sucrée.

Stahl a montré que le *Fuligo septica* a un chimiotactisme positif pour les grains de tan, les fragments de papier imbibés d'une décoction de tan et pour l'eau.

On sait, enfin, que les recherches de Leber, Massart, Bordet, Metchnikoff etc. ont démontré que les leucocytes sont attirés par les toxines sécrétées par certaines Bactéries, ce qui leur permet de s'emparer de ces microorganismes lorsqu'ils se trouvent dans le sang. Une injection sous-cutanée de culture de Bacille pyocyanique détermine, par exemple, la formation d'un abcès attirant dans cette région un nombre considérable de leucocytes.

Des phénomènes de chimiotactisme interviennent sans doute, très fréquemment aussi, *à l'intérieur même des cellules*. Pour le noyau, en particulier, les observations sont très nombreuses concernant ses déplacements dans la cellule, provoqués et orientés par des substances plus ou moins hypothétiques. Si la réalité de mouvements propres du noyau, et, par conséquent, la possibilité de tactismes, a été mise en doute pour de nombreux cas de fécondation, surtout chez les Phanérogames, dont les noyaux mâles sont transportés par le tube pollinique, des faits incontestables ont été, semble-t-il, observés dans des cellules réagissant à des parasites ou à des traumatismes.

On a parfois signalé, en effet, au niveau des parois de la cavité occupée par un parasite intercellulaire, des déplacements des noyaux ; ceux-ci viennent se disposer sur la face des cellules la plus rapprochée du parasite ; sans doute sont-ils attirés et orientés par les substances émanant de celui-ci ; l'observation la plus suggestive à ce point de vue est celle de Tobler sur les feuilles de *Zamioculcas* attaquées par l'Algue parasite *Phyllosiphon asteriforme*.

Plus nombreux et mieux étudiés sont les faits relatifs à des déplacements du noyau dans des cas de traumatisme. Dans toute une série de recherches, MIEHE a observé que les noyaux se déplacent, à l'intérieur des cellules saines environnant des cellules nécrosées par traumatisme, de manière à venir occuper le point le plus rapproché de celles-ci ; dans certains cas même, les noyaux des cellules les plus éloignées de la blessure émigrent, par toutes les fissures possibles des parois, pour venir s'accumuler dans les cellules au contact de la zone nécrosée. De nombreuses observations analogues ont été faites par NESTLER, NEMEC, SCHÜRHOFF, TISCHLER, etc... Il est intéressant de rapprocher ces faits de « *traumatotactisme* » des noyaux de ceux relatifs à la disposition des vacuoles dans les cellules entourant des foyers nécrosés (Cf. p. 327).

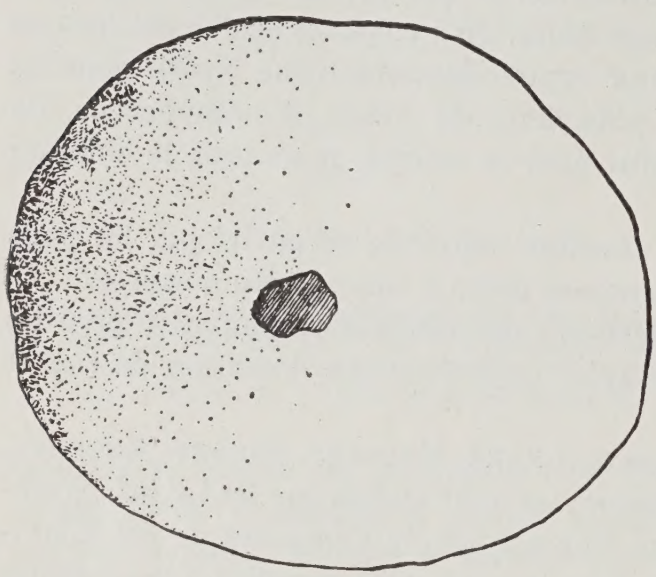


FIG. 229. — Phototactisme des Diatomées. Goutte d'eau au milieu de laquelle a été déposée une parcelle vaseuse contenant des Diatomées : celles-ci s'en échappent et vont se grouper dans la région la plus éclairée de la goutte (d'après VERWORN, 1889).

Phototactisme. — La lumière exerce une influence très manifeste sur les cellules vertes (Algues mobiles et zoospores d'Algues). STRASBURGER a mis en évidence cette influence en plaçant des zoospores d'Algues (*Ulothrix*, *Ulva*) dans un cristallisoir rempli d'eau que l'on éclaire d'un seul côté ; on constate que ces Algues viennent toutes se placer sur le côté éclairé. Elles ont donc un chimiotactisme positif. Une autre expérience consiste à recouvrir un cristallisoir rempli d'Algues par un papier noir percé de petits trous. On l'expose à la lumière, puis, après un certain temps d'exposition, on enlève le papier. On constate alors que les Algues se sont groupées, sous forme de petites taches vertes, sur les parois du cristallisoir, aux endroits correspondants aux perforations du papier noir par où passait la lumière. D'autres Végétaux mobiles se comportent de même : Desmidiacées, Diatomées (fig. 229), spores de Chytridiacées, certaines Bactéries (VERWORN). Le phototactisme est donc positif, du moins pour la plupart des Algues, et à la lumière diffuse. Le phototactisme peut, d'ailleurs, devenir négatif dans tous les cas, lorsque la lumière est trop intense ; on sait, d'ailleurs, que la photosynthèse est inhibée par de trop fortes intensités lumineuses. On connaît, enfin, des cas d'*inversion physiologique* du sens du phototactisme ; les gamètes flagellés des *Ulothrix* et des *Ulva*, par exemple, sont attirés vers les plus grandes intensités lumineuses (phototactisme positif) ; mais l'œuf résultant de la fusion de deux de ces gamètes se dirige, au moyen des quatre flagelles

dont il dispose, vers les points de plus faible intensité lumineuse ; la fécondation implique donc une inversion immédiate du sens du tactisme (N. Carter).

La plupart des Végétaux mobiles et dépourvus de chlorophylle (Bactéries, Myxomycètes) présentent un phototropisme négatif plus ou moins marqué ; toutefois, des inversions physiologiques sont également possibles chez ces êtres : les plasmodes de nombreux Myxomycètes, qui fuient la lumière pendant leur existence végétative, émigrent, au moment de la sporulation, à la surface des milieux dans lesquels ils vivaient.

L'action de la lumière se manifeste aussi à l'intérieur des cellules végétales, par des déplacements des noyaux ou des chloroplastes.

Les faits de phototactisme du noyau, observés par Frank, Senn, Kozlowski, sont encore très mal connus ; peut-être même ne s'agit-il plus ici de déplacements propres du noyau, mais d'une action de la lumière sur le cytoplasme, dont les courants, ainsi influencés, ont entraîné le noyau.

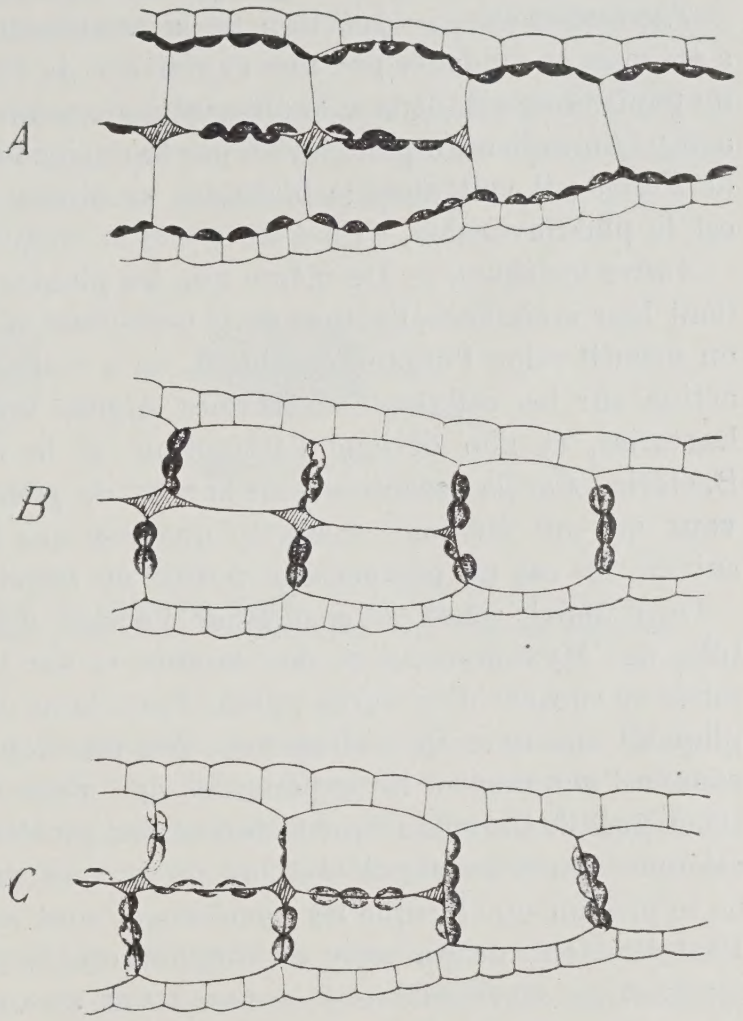


Fig. 230. — Coupes transversales dans des feuilles de *Lemna trisulca*, indiquant la position des chloroplastes. — A, à la lumière diffuse. — B, à la lumière solaire directe. — C, à l'obscurité (d'après Stahl).

Par contre, les faits de phototactisme des chloroplastes sont parfaitement connus, grâce surtout aux travaux de Stahl et de Sauvageau. On sait (Cf. p. 161), que si l'on éclaire des feuilles de *Lemna* (fig. 230) ou d'*Elodea*, ou des jeunes frondes de *Saccorhiza*, par une lumière diffuse, les plastes chlorophylliens se disposent, dans chaque cellule, parallèlement à la surface de la feuille ; si la lumière est intense, les plastes vont s'appliquer contre les parois latérales des cellules. Le grand chloroplaste rectangulaire des *Mougeotia* offre sa tranche aux rayons solaires lorsque la lumière est intense ; il se présente, au contraire, de face, quand celle-ci est modérée. Pour les chloroplastes, comme pour les noyaux, la question s'est posée de savoir s'il s'agissait de mouvements propres des

organismes déplacés, ou si ces derniers étaient entraînés passivement par des courants cytoplasmiques. Ce problème, que ne pouvaient résoudre les observations de STAHL sur *Lemna*, *Elodea* ou *Mougeotia*, a reçu, de SAUVAGEAU, une réponse précise : les phéoplastes de *Saccorhiza* sont, en effet, indubitablement animés de mouvements propres (Cf. p. 161).

Les recherches de COHN, STRASBURGER, J. LOEB, ont montré que les régions bleue et violette du spectre visible sont les plus actives dans le déterminisme des mouvements phototactiques des Végétaux verts.

Thermotactisme. — L'action de la température sur certains organismes a été mise en évidence par une expérience de STAHL : ce savant réunit, par un papier buvard, deux cristallisoirs renfermant de l'eau, l'une à 5°, l'autre à 30°. Au milieu du pont formé par le papier buvard, il place un plasmode de *Fuligo* ; il voit alors le plasmode se diriger du côté où la température est la plus favorable, c'est-à-dire vers le cristallisoir chauffé à 30°.

Autres tactismes. — De même que les plantes supérieures subissent, pendant leur croissance, l'action de la pesanteur et ont un géotropisme positif ou négatif selon l'organe considéré, on a constaté que la pesanteur a une action sur les cellules de certaines Algues unicellulaires et de certaines Bactéries, et l'on désigne l'attraction et la répulsion exercées, sur les Bactéries, par la pesanteur sous le nom de *géotactisme.* Il résulte des travaux qui ont été faits sur cette question que les Bactéries peuvent avoir suivant les cas un géotactisme positif ou négatif (1).

On a appelé aussi *thigmotactisme* l'action des corps solides sur les cellules des Myxomycètes et des Amibes et sur les leucocytes. Ces cellules, mises au contact d'un corps solide, d'une lame de verre, par exemple, s'appliquent sur ce corps et émettent des pseudopodes qui s'étalent sur lui ; comme l'ont montré les expériences de VERWORN, elles ont un thigmotactisme positif. On admet que la fusion des gamétanges dans les Mucorinées, est due, non à un chimiotactisme, mais à un thigmotactisme. Cette fusion ne se produit que lorsque les gamétanges sont au contact l'une de l'autre. Peut-être faut-il rapprocher du thigmotactisme ce que BLAKESLEE a appelé *zygotactisme* : il réunit, sous ce nom, tout un ordre de phénomènes manifestés par les Phycomycètes hétérothalliques (Cf. p. 879). Les thalles, mâle ou femelle, de ces Champignons ne forment jamais de gamétanges lorsqu'ils sont isolément cultivés ; deux ou plusieurs thalles de même sexe, cultivés côte à côte, ne produisent pas non plus de gamétanges ; mais ceux-ci se forment, sur toute la ligne de contact, dès que se touchent les diverses ramifications de deux thalles de sexe contraire. Or, diverses expériences, entre autres celles de COUCH sur les Saprolégniacées hétérothalliques (1926) ont prouvé que le stimulus dont résulte la production des gamètes nécessite un *contact matériel* entre les deux thalles de sexe opposé ;

1. LAPICQUE a insisté sur le fait que les lois de l'excitation géotropique des Végétaux et celles de l'excitation électrique des Végétaux et des Animaux sont radicalement différentes. L'excitation électrique mettant essentiellement en jeu l'irritabilité du protoplasme, LAPICQUE conclut que le géotropisme n'est pas, en réalité, un phénomène d'irritabilité.

l'interposition entre ceux-ci d'une membrane perméable aux substances dissoutes, mais imperméable aux siphons (collodion) suffit, en effet, à inhiber la réaction.

On a remarqué que les plasmodes des Myxomycètes, mis en présence d'un faible courant liquide remontent ce courant. On a appelé ce phénomène *rhéotactisme* et on dit que ces plasmodes ont un rhéotactisme négatif.

Sous le nom de *cytotactisme*, on désigne la propriété qu'ont les cellules d'une même espèce de s'attirer et de se grouper ensemble. C'est ainsi, par exemple, que les myxamibes des Myxomycètes se réunissent et se fusionnent pour former un plasmode.

Citons, enfin, le *galvanotactisme*, ou influence exercée par les courants d'induction. On a constaté, en effet, que ceux-ci déterminent une contraction du protoplasme, celui-ci pouvant arriver jusqu'à la rigidité.

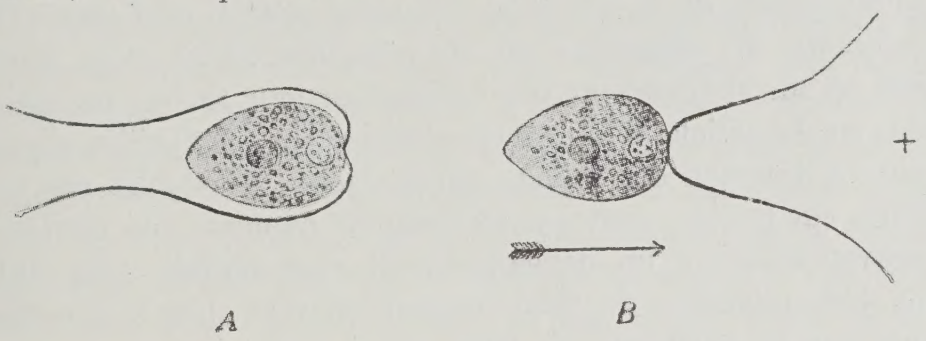


FIG. 231. — Galvanotactisme de *Polytoma uvella*. — A, Cellule au repos. — B, Cellule se dirigeant, sous l'influence du courant, vers l'anode (d'après VERWORN).

Certains micro-organismes se dirigent, lorsqu'ils sont soumis à l'action d'un courant continu, vers l'anode (fig. 231) ; d'autres vont vers la cathode (VERWORN). Selon LOEB, cette action du courant est indirecte et résulte de phénomènes électrolytiques intéressant le protoplasme lui-même et le milieu ambiant.

L'étude générale des tactismes nous montre que, d'une manière générale, les cellules sont attirées vers les substances et vers les degrés de lumière et de température qui leur sont utiles. Les cellules recherchent les quantités de chaleur ou de lumière les plus favorables et l'action de ces deux agents physiques semble se ramener à des réactions chimiques qu'elles déterminent sur le protoplasme.

De même, la plupart des phénomènes de chimiotactisme se réduisent à des actions osmotiques : beaucoup de substances n'exercent une action chimiotactique positive qu'à un degré de concentration déterminé, optima ; si la concentration devient trop faible ou trop forte, l'action chimiotactique devient négative. Les cellules mobiles fuient les solutions hypotoniques ou hypertoniques et recherchent la concentration optima ; mais, dans d'autres cas, à cette action osmotique s'ajoute une action chimique spéciale et, en général, sauf quelques exceptions, le chimiotactisme positif est exercé par des solutions utiles à la nutrition. Cependant, des expériences ont montré que certains organismes peuvent être attirés par des substances nuisibles.

ASPECTS CYTOLOGIQUES DU PROBLÈME DES MOUVEMENTS FOLIAIRES ET FLORAUX

Les divers organes, tiges, feuilles, fleurs, racines des Végétaux supérieurs sont susceptibles de présenter des mouvements très divers quant à leur origine et à leurs manifestations ; certains correspondent à des phénomènes d'irritabilité ; d'autres paraissent ne pas mettre en jeu cette propriété protoplasmique fondamentale. L'étude de ces mouvements est du domaine de la Physiologie générale ; mais il convient d'envisager ici, sous leurs aspects intéressant la Cytologie, certains de ceux de ces mouvements qui ressortissent de l'irritabilité.

Les mouvements de la Sensitive (*Mimosa pudica*) et d'autres Mimosées (*M. Spegazzini*, *M. velosiana*) ont été particulièrement bien étudiés ; ils consistent en un abaissement des folioles sur leur rachis, un abaissement des rachis sur le pétiole, enfin en un abaissement des feuilles sur les tiges ; aux points d'insertion des folioles sur le rachis, des rachis sur le pétiole, des pétioles sur la tige, sont des renflements ovoïdes, dits *renflements moteurs*, correspondant à un développement considérable, tout autour des faisceaux libéro-ligneux, du tissu parenchymateux. Ces mouvements sont provoqués par les excitants les plus divers : chocs ou contacts, chaleur, décharges électriques ; l'excitant peut agir à distance : une excitation portée en un point quelconque de la tige déterminera, pourvu qu'elle soit convenablement intense, un repliement des folioles, des rachis et des feuilles dans une région plus ou moins étendue de la plante.

On possède actuellement des raisons d'admettre que l'excitation détermine la formation d'une matière soluble ; celle-ci, circulant dans la tige, les pétioles et les rachis, par la région libérienne, met en jeu l'irritabilité des cellules des renflements moteurs. Ici, intervient un premier problème cytologique : par quelles cellules chemine le stimulus ? Haberlandt a soutenu qu'il se propage suivant des cellules spéciales, très allongées, mêlées aux tubes criblés dans les faisceaux libériens ; or, Mangenot a décrit en détail la structure de ces cellules, chez *Mimosa pudica* : il s'agit d'éléments très allongés, contenant une grande vacuole entourée d'une couche mince de cytoplasme, et unis entre eux, au niveau de chaque paroi transversale, par *un volumineux plasmodesme avec synapse* (Cf. p. 383) : disposition manifestement en rapport avec le passage, par ces cellules, d'un flux de substances dissoutes. Il serait intéressant de savoir si l'existence de telles cellules est générale dans tous les cas de transmission de stimuli chez les Végétaux : de fait, chez *Drosophyllum* et chez *Dionæa*, on a signalé la présence, dans les feuilles, de files de cellules allongées, et considéré celles-ci comme la voie de transmission des stimuli, soit des glandes pédicellées aux glandes sessiles (*Drosophyllum*), soit des poils sensibles aux organes moteurs (*Dionæa*).

Lorsque le stimulus, sans doute sous forme humorale, est parvenu jus-

qu'au niveau des renflements moteurs des *Mimosa*, ceux-ci présentent des modifications provoquant l'abaissement de l'organe (pétiole, rachis ou feuille) qu'ils supportent. Lapicque admet, dans son enseignement, que l'excitation, mettant en jeu l'irritabilité des cellules des renflements, accroît la perméabilité de celles-ci ; il est, en effet, général que toute cellule, animale ou végétale, irritée, devienne plus perméable, en même temps que diminue ou disparaît la polarisation électrique (Cf. p. 488). Ces cellules, ainsi devenues plus perméables, perdent de l'eau ; leur turgescence décroît ; elles s'affaissent ; l'ensemble du coussinet s'affaisse corrélativement, entraînant l'organe qu'il supporte. Cette théorie est trop solidement appuyée pour que l'on puisse mettre en doute le mécanisme osmotique des mouvements de la Sensitive et sans doute des autres Végétaux présentant une motilité de même type. Mais le mécanisme osmotique comporte, peut-être, des modalités particulières en rapport avec la structure spéciale des organes moteurs. Les étamines de *Berberis* sont douées d'un mouvement très rapide lorsqu'une excitation mécanique, même très légère, est portée sur certaines cellules spéciales (cellules sensitives) situées sur la face ventrale de l'organe; Chauveaud a pu réaliser les observations suivantes : les cellules « sensibles » contiennent un « protoplasma » qui réduit intensément l'acide osmique ; or quand ces cellules ne sont pas excitées (étamine au repos), le « protoplasma » noircissable par l'acide osmique occupe la plus grande partie de la cavité cellulaire ; mais, quand les cellules sont excitées, ce « protoplasma » noircissable apparaît contracté ; il forme une bande étroite située contre la face interne des cellules. Or, Mangenot a montré qu'il ne s'agit pas là, en réalité, de protoplasme osmiophile ; la matière osmiophile de ces cellules sensibles est un tanoïde pyrocatéchique, localisé dans des vacuoles spéciales (Cf. p. 307). Dès lors l'observation de Chauveaud paraît indiquer que les vacuoles tanoïdiques se contractent au moment de l'excitation ; et l'on doit se demander quel serait alors le rôle de cette contraction. Question dont l'intérêt paraît d'autant plus évident que les cellules des renflements moteurs des *Mimosa* contiennent, elles aussi, des vacuoles tanoïdiques spécialisées ; ce sont même ces vacuoles que Jagadis Bose a interprétées comme des masses de matière contractile jouant un rôle essentiel dans le déterminisme du mouvement.

Ces faits sont, actuellement, les seuls connus concernant les aspects cytologiques du problème des mouvements des organes végétaux. Nemec avait cru pouvoir, autrefois, mettre en évidence, dans les cellules méristématiques du sommet végétatif de diverses plantes, un système de fibrilles qui, d'après lui, conduisirent les excitations. Mais Alvarado, puis Bambacioni, ont démontré que ces fibrilles sont, en réalité, des chondriocontes susceptibles d'élaborer de l'amidon.

CHAPITRE XII

LES PRODUITS DU MÉTABOLISME CELLULAIRE

On sait (Cf. Chapitre X) que l'aliment ingéré par la cellule donne lieu à une série de phénomènes chimiques groupés sous le nom de *métabolisme*, qui consistent en un double travail d'analyse (*catabolisme*) et de synthèse (*anabolisme*). L'aliment subit, sous l'influence des diastases, une série de dédoublements moléculaires qui le transforment en molécules de plus en plus petites : une partie de celles-ci peuvent être inutilisables et formeront des produits de déchets ; les autres seront oxydées par la respiration ; les autres seront assimilées à la suite de synthèses, c'est-à-dire transformées en nouveau protoplasme servant à l'accroissement de la cellule ; d'autres enfin, à la suite de processus de polymérisation, constitueront des produits de réserve qui se déposeront dans la cellule en attendant d'être utilisés. La cellule renferme donc, à tous moments, divers produits qui dérivent du métabolisme : produits transitoires résultant du dédoublement de l'aliment et destinés à être oxydés par la respiration, ou à entrer dans des combinaisons pour être assimilés, ou à se polymériser pour former des matières de réserve (glucose, acides aminés, acides organiques, etc.), produits de déchet et enfin produits de réserve (amidon, glycogène, lipides, etc.).

Beaucoup de ces produits du métabolisme sont diffus dans le cytoplasme ou dissous dans les vacuoles et ne sont pas décelables parce que nous ne possédons pas de réactifs microchimiques permettant de les mettre en évidence. D'autres, au contraire, se rencontrent sous forme d'éléments figurés (amidon) ou sont facilement reconnaissables par certains réactifs (glycogène, inuline, etc.). L'étude de l'origine et de la destinée de ces produits est une des questions les plus importantes de la Cytologie, puisqu'elle permet de nous faire une idée précise des phénomènes physiologiques qui se produisent à l'intérieur des cellules au cours du métabolisme.

En Cytologie animale, on groupe tous les produits du métabolisme, quelle que soit leur signification, sous le nom de *produits de sécrétion* ou *de segrégation*. Tout corps qui n'appartient pas aux constituants morphologiques ou chimiques permanents de la cellule et qui apparaît, à un moment donné, sous forme figurée ou décelable par des réactifs microchimiques, est donc

un produit de sécrétion ou de segrégation et on désigne sous le nom de *fonction de sécrétion*, la propriété du protoplasme de sécréter des produits divers. Ainsi considérés, les produits de sécrétion sont aussi bien des produits intermédiaires de la nutrition, que des produits de réserve ou des produits de déchet.

Les botanistes, au contraire, distinguent la fonction de réserve, propriété du protoplasme d'élaborer des réserves et de les accumuler dans la cellule, et la fonction de sécrétion réservée à la propriété du cytoplasme d'accumuler, dans certaines cellules spéciales, des produits de déchet résultant de la dislocation de l'aliment. Mais cette distinction a un caractère très arbitraire, car, parmi les produits du métabolisme cellulaire, il en est beaucoup dont on ignore encore s'ils représentent des produits intermédiaires de la nutrition, des produits de déchet ou de réserve. Aussi, pour éviter toute équivoque, comprendrons-nous ici, sous le terme de fonction de sécrétion, comme on le fait en Cytologie animale, la propriété du protoplasme de fabriquer diverses substances, soit par dédoublement, soit par synthèse, et quelle que soit la destinée de ces substances.

La fonction de sécrétion est une propriété commune à toute cellule. Toutefois, il existe des cellules spécialisées dans cette fonction. Certaines cellules, par exemple, sont spécialisées dans la fonction de sécréter telle ou telle diastase ; d'autres sont spécialisées dans celle de sécréter des produits de déchet ou des produits de réserve.

Nous consacrons ce chapitre à l'étude des produits décelables du métabolisme cellulaire, de leur origine et de leurs destinées. Nous commencerons par étudier la localisation des diastases, qui peuvent, elles aussi, être considérées comme des produits de sécrétion, puis, nous passerons en revue tous les produits du métabolisme pouvant être mis en évidence dans les cellules. Pour cela, nous ne chercherons pas à grouper ces produits d'après leur rôle, puisque celui-ci nous échappe très souvent, ni d'après leur nature chimique, mais exclusivement d'après leur localisation dans la cellule et nous distinguerons les produits résultant de l'activité des plastes, les produits accumulés dans les vacuoles et les produits localisés dans le cytoplasme.

LOCALISATION DES DIASTASES

Notion de cellules diastasigènes.

Toute cellule renferme nécessairement des diastases, mais on trouve des cellules spécialisées dans la fonction de sécréter des diastases et qui méritent le nom de cellules *diastasigènes*. Cette spécialisation est très marquée chez les Animaux où il existe des glandes destinées à sécréter des diastases, et on a constaté, dans le cytoplasme des cellules glandulaires, la présence de grains de sécrétion que certaines méthodes permettent de colorer et qui ont reçu le nom de *grains de zymogène*. On admet, en général, que ces grains, auxquels certains cytologistes attribuent une origine mitochondriale, repré-

sentent sinon la diastase, du moins le produit destiné à se transformer en diastase (proferment). Mais, comme nous l'avons déjà dit, il n'est pas absolument démontré que ces grains aient un rapport direct avec les diastases et, d'ailleurs, on peut parfaitement concevoir que les diastases n'existent pas à l'état figuré.

Dans les cellules végétales, on ne trouve pas, en général, de glandes comparables à celles que l'on observe chez es Animaux ; cependant, il existe des cellules diastasigènes. C'est ce qui semble bien établi pour les graines de Graminées, notamment pour celles d'Orge, à la suite des travaux classiques de Brown et Morris.

Rappelons que les graines d'Orge renferment un albumen qui comprend deux parties : 1° *l'albumen farineux*, dont les cellules sont bourrées de grains d'amidon et qui constitue la presque totalité de l'albumen ; 2° une assise de cellules cubiques, dépourvues d'amidon, mais remplies de grains d'aleurone, qui tapisse extérieurement l'albumen farineux et qui porte le nom d'*assise à aleurone*. L'embryon est situé à l'un des pôles de la graine, sur un côté, et se trouve recouvert par le cotylédon, très gros et en forme de bouclier : d'où le nom de *scutellum* qui a été donné à ce dernier. Le cotylédon a toute sa surface externe appliquée contre l'albumen farineux. Les travaux de Hansteen, Grüss et Pursewitsch tendaient à établir que l'albumen, séparé de son embryon, se digère lui-même et renferme par conséquent, dans ses cellules, les diastases nécessaires à cette digestion. Les recherches de Brown et Morris paraissent avoir démontré, au contraire, que l'albumen farineux est un tissu mort, et que les diastases sont surtout sécrétées par l'épiderme du cotylédon qui est directement appliqué contre l'albumen.

Les auteurs ont suivi tous les processus de la digestion des réserves de l'albumen farineux pendant la germination. Ceux-ci se manifestent d'abord par la sécrétion d'une cytase qui dissout les parois des cellules de l'albumen farineux. Cette diastase manifeste son action au bout de 24 à 36 heures et la dissolution des parois commence au contact du cotylédon pour s'étendre progressivement dans tout l'albumen farineux. Ce n'est qu'un peu après que commence la sécrétion de l'amylase. Cette diastase attaque les grains d'amidon en produisant dans leur intérieur des trous qui se multiplient et, en grandissant, leur donnent les formes les plus irrégulières ; puis surviennent des fentes radiales qui favorisent la dislocation des couches superposées du grain : celles-ci se dissolvent irrégulièrement, et le grain se réduit à un squelette dont les débris disparaissent peu à peu.

En détachant, à l'aide d'un scalpel, l'embryon de sa graine et en le plaçant, avec toutes les précautions aseptiques nécessaires, sur une suspension d'amidon finement divisée dans de la gélatine, de manière à ce que le cotylédon soit appliqué contre la gélatine, Brown et Morris ont constaté que celui-ci digère peu à peu l'amidon, de la même manière qu'il le faisait pour l'amidon de son albumen. Si l'on enlève l'épiderme du cotylédon avant de faire l'expérience, on ne constate plus de digestion de grains d'amidon. En répétant les mêmes expériences sur une tranche de Pomme de terre, c'est-à-dire en appliquant contre celle-ci un embryon détaché de sa graine,

le cotylédon étant appliqué contre la Pomme de terre, on obtient la dissolution immédiate des parois cellulaires du substratum, si le cotylédon est pourvu de son épiderme; mais le phénomène ne se produit plus lorsque le cotylédon a été dépouillé de son épiderme. Tous ces faits indiquent donc que c'est l'épiderme du cotylédon qui est le siège de la sécrétion des diastases.

D'autre part, Brown et Escombe ont montré qu'en séparant l'albumen de son embryon et en le plaçant dans l'eau avec toutes les précautions aseptiques nécessaires, celui-ci est le siège d'un commencement de digestion qui débute au contact de l'assise à aleurone ; mais si, avant l'expérience on enlève l'assise à aleurone, l'albumen farineux ne subit plus de digestion. On peut donc admettre que l'assise à aleurone est aussi le siège d'une sécrétion de diastase ; mais cette sécrétion paraît beaucoup moins intense que dans l'épiderme du cotylédon. Il résulte donc de ces recherches que le cotylédon a, non seulement le rôle d'absorption qu'on lui connaissait depuis longtemps, mais aussi un rôle digestif, et que les diastases sont localisées dans son épiderme.

Dans d'autres graines, telles que celles du Ricin, les cellules de l'albumen sont vivantes et renferment les diastases nécessaires à la digestion de leurs réserves. C'est ce qui a été prouvé par les expériences classiques de Van Tieghem qui a montré que, si l'on sépare un albumen de son embryon et si on le place à l'étuve, cet albumen digère lui-même ses réserves. Il les utilise même pour s'accroître et l'on voit se former, à son intérieur, de petits grains d'amidon transitoires. Cette expérience a été confirmée récemment par Mlle Mathé. On observe les mêmes phénomènes pour l'endosperme des Gymnospermes. Toutefois, aussi bien dans l'albumen du Ricin que dans l'endosperme des Gymnospermes, les cellules ne semblent pas contenir de cytase et leurs parois restent toujours intactes, dans le cas où la digestion des réserves s'effectue sans l'embryon. Il semble donc que la cytase soit toujours localisée dans les cellules de l'embryon.

Guignard a pu, d'autre part, localiser les diastases qui déterminent l'hydrolyse de certains hétérosides.

La myrosine, qui hydrolyse le sinigroside que l'on trouve dans les Crucifères et le dédouble en glucose, isothyocyanate d'allyle ou essence de moutarde et sulfate de potassium, se trouve toujours localisée dans des cellules distinctes de celles qui renferment l'hétéroside.

Le sinigroside est toujours localisé dans les cellules des parenchymes cortical, libérien et ligneux, mais surtout dans le premier. On peut le localiser en plongeant des coupes de racine de Raifort dans l'alcool absolu qui dissout les lipides et respecte le sinigroside ; puis on traite les coupes par une solution de myrosine et l'on constate, enfin, en colorant la coupe par la teinture d'orcanatte, que des globules d'essence colorés en rouge ont pris naissance dans les cellules qui contenaient l'hétéroside.

Quant à la myrosine, elle se trouve contenue dans des cellules spéciales, très nombreuses, dont la localisation varie selon l'organe considéré. Dans la racine, elles sont situées principalement dans les parenchymes cortical et libérien. Dans la tige et la feuille, elles occupent surtout la région du péri-

cycle. Dans la graine, elles sont disséminées dans le parenchyme ou autour des faisceaux conducteurs. Les cellules à myrosine n'ont rien de spécial, mais elles ne renferment ni amidon, ni lipides, ni chlorophylle. GUIGNARD a pu les caractériser par la couleur intense qu'elles prennent par le réactif de Millon et la teinte violette que leur donne à chaud l'acide chlorhydrique pur additionné d'une goutte d'une solution d'orcine.

Le sinigroside et la myrosine étant localisés dans des cellules distinctes, il s'ensuit que l'hydrolyse de l'hétéroside et la libération de l'essence ne peuvent se produire normalement dans les tissus vivants. Pour les obtenir, il faut broyer les tissus, notamment la graine, de manière à mettre en contact le sinigroside et la myrosine. C'est la réaction qui se produit lorsqu'on met la farine de moutarde au contact de l'eau.

GUIGNARD a montré également que l'émulsine, qui hydrolyse l'amygdaloside de l'amande amère et des feuilles de Laurier cerise et le dédouble en glucose, acide cyanhydrique et aldéhyde benzoïque, se trouve répartie dans des cellules distinctes de celles qui contiennent l'hétéroside. Pour rechercher les cellules qui sécrètent l'émulsine, on plonge les coupes dans une solution d'amygdaloside et l'on cherche dans quelles cellules il y a formation d'acide cyanhydrique. On fait l'inverse pour rechercher les cellules à amygdaloside. En opérant de la sorte, GUIGNARD a constaté que l'amygdaloside occupe le parenchyme des amandes amères et de la feuille de Laurier cerise. Quant à l'émulsine, elle ne se trouve que dans des cellules spéciales appartenant à l'endoderme et au péricycle qui entoure les faisceaux. Les cellules à émulsine se distinguent des autres par la teinte rose que leur donne le réactif de Millon et la coloration violette qu'elles prennent avec le sulfate de cuivre et la potasse en solution concentrée. On voit donc que, de même que dans les Crucifères, l'hétéroside, se trouvant toujours séparé de la diastase, ne peut être hydrolysé dans les tissus vivants et l'on se demande quel est le rôle de la diastase en pareil cas.

Nous signalerons, enfin, pour terminer, que les feuilles des plantes dites carnivores (*Drosera*, *Dionæa*, etc.) portent de nombreux appendices, sortes de poils glanduleux, formés d'un pédicelle surmonté de cellules qui sécrètent une protéase capable de digérer les Insectes venus se poser sur les feuilles. DARWIN qui, le premier, a étudié ces phénomènes a comparé ces organes glanduleux aux glandes qui sécrètent les diastases chez les Animaux.

L'étude de ces phénomènes a été reprise et confirmée, dans ces dernières années, chez les plantes de la famille des Droséracées, à laquelle appartiennent les genres *Drosera* et *Drosophyllum*. Les feuilles des espèces de ces deux genres portent de nombreux appendices, appelés *tentacules*, constitués par un pédicelle très fin, surmonté d'une tête globuleuse ou aplatie. Les cellules recouvrant cette extrémité renflée excrètent un liquide visqueux qui englobe les moucherons ou autres petits Insectes se posant sur les feuilles ; ce liquide contient des diastases qui digèrent les protéides : toutes les parties molles de l'Insecte, ou les parcelles de viande ou de blanc d'œuf, déposées sur les feuilles, sont, en effet, pourvu que la plante soit saine

et à une température convenable, rapidement liquéfiées. Chez les *Drosera*, le contact de l'Insecte produit une excitation qui détermine le reploiement des tentacules les uns contre les autres et l'Insecte se trouve ainsi emprisonné. Chez *Drosophyllum*, les tentacules sont, au contraire, dépourvus de mouvements.

Structure des cellules diastasigènes.

Les recherches cytologiques effectuées sur les cellules diastasigènes, en vue de trouver quelque structure morphologique en relation avec la sécrétion des diastases, n'ont pas donné de résultats précis.

Brown et Morris ont suivi, sur le vivant, les modifications qui se produisent, dans les cellules épidermiques du cotylédon de l'Orge, au cours de la germination, c'est-à-dire pendant la période active de sécrétion des diastases. Ils ont constaté un allongement de ces cellules, qui forment sur l'albumen comme des sortes de papilles et l'apparition, dans le cytoplasme, d'un grand nombre de granulations réfringentes qui masquent le noyau, puis la disparition de ces dernières à la fin de la germination. Ces savants ont rapproché ces phénomènes de ceux qui ont été observés chez les Animaux dans les glandes qui sécrètent les diastases.

Reed qui a étudié, du même point de vue, les cellules épidermiques du cotylédon de *Zea Mays* a constaté que le noyau qui, pendant la vie ralentie de la graine, occupe le pôle inférieur de ces cellules, se place au pôle apical, pendant la période active de la digestion des réserves de l'albumen, pour revenir de nouveau dans la partie basale, à la fin de la germination. Le noyau présente, en même temps, des modifications dans sa structure et le cytoplasme se remplit, pendant la digestion, de granulations basophiles qui disparaissent à la fin de la germination.

Guilliermond, qui a repris l'étude cytologique des cellules épidermiques du cotylédon des Graminées (Orge, Seigle, Avoine, Maïs) n'a pu confirmer ces faits. Il a montré que ces cellules, dans la graine à l'état de vie ralentie, ont la même structure que les cellules parenchymateuses du cotylédon : le noyau occupe le centre et tout le cytoplasme est rempli de petits grains d'aleurone et de granulations lipidiques. Les cellules de l'épiderme cotylédonaire renferment donc des produits de réserve, tout comme les cellules du parenchyme. Au cours de la germination, ces cellules subissent la même évolution que celles du parenchyme et leurs grains d'aleurone se transforment peu à peu en grosses vacuoles. Le noyau conserve généralement sa position centrale ou, parfois, se place au pôle basal ; il s'allonge au cours de la croissance des cellules, mais ne montre pas de modification structurale appréciable. On constate seulement, dans le cytoplasme, la présence de granulations basophiles très confuses. Les recherches de Guilliermond ont montré, dans la suite, que celles-ci correspondent à des chondriosomes altérés par les fixateurs. On ne trouve, d'autre part, dans les cellules de l'assise à aleurone, aucun détail de structure qui puisse se rapporter à la sécrétion des diastases. On voit donc que, en réalité, la sécrétion diasta-

sique ne se traduit dans ces cellules par aucun phénomène morphologique appréciable.

Nous avons vu, d'autre part, que les recherches de GUIGNARD sur les cellules qui sécrètent l'émulsine et la myrosine ont montré que ces cellules se distinguent surtout par leur richesse en protéides et la teinte rouge très accentuée que leur donne le réactif de Millon, mais ce savant n'a pas poussé plus loin ses recherches. Des études, plus récentes, de MASCRÉ sur les cellules qui sécrètent la primaverase qui dédouble les hétérosides des Primulacées (primaveroside, etc...) montrent que ces cellules sont riches en composés phénoliques, mais, en dehors de ces produits localisés dans les vacuoles, ne renferment pas, dans leur cytoplasme, d'autres granulations que les chondriosomes et les plastes.

Les phénomènes d'excrétion et de digestion qui s'accomplissent dans les tentacules de ces plantes sont liés à des modifications remarquables des vacuoles, vacuoles naturellement colorées en rouge par de l'anthocyane. Nous avons déjà décrit ces phénomènes, dits d'*agrégation*, découverts par DARWIN chez *Drosera rotundifolia* et qui ont fait ensuite l'objet de nombreuses recherches de COHN, W. SCHIMPER, GARDINER, H. DE VRIES, GŒBEL, JANSON, ÅKERMAN, QUINTANILHA, DUFRÉNOY, HOMÈS, MANGENOT (Cf. p. 326). Il résulte de ces recherches, on le sait, que les modifications des vacuoles ne sont pas sous la dépendance de l'irritation des tentatules par simple contact ou apport de substances chimiques à leur surface, comme le pensait DARWIN et DE VRIES, mais traduisent des phénomènes de sécrétion et d'absorption, c'est-à-dire de digestion.

D'autre part, les observations de QUINTANILHA sur *Drosophyllum lusitanicum* montrent que le chondriome ne présente aucun changement morphologique au cours de ces processus, tandis que l'on a décrit, pendant la digestion, chez *Drosera*, des modifications des noyaux, qui sembleraient indiquer des échanges entre ces derniers et le cytoplasme (HUIE).

Des recherches ont été effectuées aussi sur les cellules glanduleuses des *Pinguicula* par NICOLOSI RONCATI, qui montre la présence, dans celles-ci, de granulations disposées en chaînettes et disséminées dans le cytoplasme et qui, selon l'auteur, émaneraient du noyau. Mais, il semble bien que ces granulations ne soient autre chose que des chondriosomes altérés, et d'ailleurs il n'est nullement prouvé que les Pinguicules rentrent bien dans la catégorie des plantes carnivores.

Ainsi, les observations réalisées dans les cellules diastasigènes des Végétaux ont révélé d'importantes modifications dans l'aspect des vacuoles, modifications en rapport avec l'absorption des produits digérés, mais n'ont pas permis de mettre en évidence, dans ces cellules, des grains de zymogène semblables à ceux que l'on observe dans les cellules glandulaires des Animaux. Il est vrai que la métachromatine des Champignons et des Algues a été considérée comme telle par certains auteurs (HENNEBERG, ALEXEEFF) ; mais, comme nous le verrons, cette opinion n'a pas été confirmée.Quoi qu'il en soit, on admet, en général, que les diastases sont surtout localisées dans les vacuoles.

Des travaux récents amèneraient à penser également que certaines diastases pourraient avoir leur siège dans les chondriosomes et les plastes. Nous verrons qu'on a souvent émis l'hypothèse que des diastases localisées dans les plastes interviendraient dans les phénomènes d'amylogenèse et même de photosynthèse.

Localisation des oxydases et des peroxydases.

A la suite des travaux de G. Bertrand, on a été amené à rechercher la localisation des oxydases et des peroxydases dans les cellules et l'on a constaté que ces diastases paraissent souvent localisées dans les chondriosomes et les plastes. On a utilisé pour cela divers réactifs parmi lesquels le réactif de Köchlin et Witt (mélange, en milieu alcalin, d'α-naphtol et de diméthyl-paraphénylène-diamine) qui s'oxyde en présence de l'air en donnant un corps bleu insoluble, et, pour les peroxydases, le réactif de Madelung (benzidine) qui produit aussi une teinte bleue au contact des peroxydases. On a utilisé aussi, pour les oxydases, des solutions neutres de pyrogallol qui, par oxydation, produisent de la purpurogalline dont la couleur varie du jaune au brun rougeâtre. Les travaux effectués dans cette direction, en ce qui concerne les cellules animales, ont amené Lillie, Unna et Warburg à attribuer au noyau le rôle prédominant dans les oxydations. Mais d'autres cytologistes, dont Marinesco, ont localisé les oxydases et les peroxydases dans les chondriosomes. Les recherches de Marcel Prenant ont montré qu'en réalité les peroxydases sont localisées dans la cellule d'une manière extrêmement variée ; on trouve des granulations peroxydasiques dans toutes les parties de la cellule : dans le noyau et les chondriosomes et, surtout, dans les parties non figurées du protoplasma. En outre, ces granulations et, entre autres, les chondriosomes renfermeraient du fer masqué, fait déjà constaté par d'autres cytologistes. Mais M. Prenant les considère comme des ferments de luxe ne jouant probablement pas de rôle dans les phénomènes respiratoires.

Dans les cellules végétales, en utilisant une solution neutre de pyrogallol, Chodat et Bach, puis Chodat et Rouge, ont pu localiser des oxydases dans les plastes, notamment dans le périderme du tubercule de Pomme de terre et dans les jeunes pousses étiolées de Pomme de terre. Les plastes des tissus des jeunes pousses, renfermant ou non de l'amidon, prennent, en présence du pyrogallol, une teinte jaune d'or, avec précipitation de purpurogalline. Le même résultat a été obtenu dans *Leucanthemum vulgare*, *Helianthus tuberosus* et *Stachys tuberosa*.

Mangenot a repris, plus récemment, toutes ces observations ; il a montré que c'est *dans les vacuoles* que sont, le plus souvent, localisées les granulations, oxydasiques ou peroxydasiques, dont les solutions de pyrogallol ou le réactif de Madelung déterminent l'apparition : ces granulations, dont M. Prenant n'a pas indiqué, chez les Animaux, la signification cytologique, sont, chez les Végétaux, des précipités vacuolaires. Toutefois, dans quelques cas particuliers, les chondriosomes se révèlent eux-mêmes comme

des lieux d'oxydation : ainsi les chondriosomes d'*Oidium lactis* se colorent en bleu vif sous l'action du réactif de Madelung.

Toutefois,il y a lieu de faire des réserves sur ces résultats,car HOLLANDE dénie toute valeur aux méthodes par lesquelles ils ont été obtenus. Certes, de nouvelles remarques de M. PRENANT, il semble bien résulter que HOLLANDE ait exagéré ses critiques ; on doit néanmoins convenir que nous ne possédons pas actuellement, dans ce domaine, de méthodes absolument certaines.

PRODUITS DE L'ACTIVITÉ DES PLASTES.

LA CHLOROPHYLLE ET LES AUTRES PIGMENTS DES CHLOROPLASTES

Localisation de la chlorophylle.

La chlorophylle est toujours localisée dans les chloroplastes, sauf chez les Cyanophycées, Algues dont les cellules présentent, on le sait, une structure très spéciale et sont dépourvues de plastes ou de tous autres chondriosomes.

Nous avons dit qu'au point de vue de l'évolution des chloroplastes, il convient de distinguer deux catégories de Végétaux : ceux chez lesquels la chlorophylle est sécrétée d'une *manière continue* par toutes les cellules, comme beaucoup d'Algues (Chlorophycées) et certaines Bryophytes, et ceux où la chrolophylle n'est élaborée que d'une *manière discontinue* par certaines cellules seulement (Ptéridophytes, Phanérogames).

Chez les premiers, les chloroplastes se transmettent de cellules en cellules à partir de l'œuf, en sorte que ces organites se rencontrent, d'une manière permanente, dans toutes les cellules et à tous les stades de leur évolution. Chez les seconds, les chloroplastes ne sont présents que dans certains organes et à certains stades de leur développement et résultent de l'accroissement de très petits organites appelés leucoplastes. Ceux-ci ont les mêmes formes et les mêmes caractères histochimiques que les chondriosomes ; on doit donc les considérer comme une catégorie spéciale de chondriosomes.

Qu'ils soient permanents ou non, les chloroplastes se présentent, dans la plupart des cas, comme de gros corps, de nature lipoprotéique, d'aspect généralement homogène, de formes variables, arrondie, ovale, lenticulaire, discoïdale, de 3 à 8 μ de diamètre, qui se trouvent disséminés en grand nombre dans le cytoplasme et se multiplient exclusivement par division (allongement, suivi d'un étranglement.) On a vu, cependant, que, dans beaucoup d'Algues inférieures (Chlorophycées) et même dans certaines Bryophytes, où la chloropylle existe d'une manière permanente dans toutes les cellules, les chloroplastes peuvent être réduits à un très petit nombre par cellule et prennent alors des dimensions relativement volumineuses : ces organites sont alors au nombre de 2 à 4 par cellule ; parfois

il n'existe qu'un seul chloroplaste dans chaque cellule. Ces chloroplastes, auxquels on réserve généralement le nom de *chromatophores*, pour les distinguer des autres, offrent des formes très variées. selon les espèces : ruban rectiligne ou enroulé en spirale, corps étoilés, réseau distribué dans tout le cytoplasme, etc..., mais présentent, cependant, exactement les mêmes caractères histochimiques que les chloroplastes ordinaires auxquels ils sont identifiables.

Constitution chimique et propriétés spectroscopiques de la chlorophylle.

Le chloroplaste, quelle que soit sa forme, renferme, dans son substratum lipoprotéique, un pigment vert, la chlorophylle, qui est le plus important, et généralement deux autres pigments, l'un jaune et l'autre orangé, la *xanthophylle* et le *carotène*. Avec TSWETT, on groupe généralement ces deux derniers sous le nom de *pigments carotinoïdes*.

Les connaissances les plus importantes que nous possédions sur la chlorophylle sont dues aux travaux classiques de WILLSTAETTER et de ses collaborateurs (1906-1908). WILLSTAETTER a pu extraire la chlorophylle à l'état de pureté, en agitant dans de l'acétone, liquide dans lequel ce pigment est très soluble, des feuilles d'Ortie préalablement desséchées et broyées. Après diverses opérations, destinées à purifier la solution verte ainsi obtenue et à en séparer, notamment, les pigments carotinoïdes, on précipite celle-ci au moyen d'éther de pétrole, corps dans lequel elle est peu soluble. On obtient ainsi une chlorophylle pure qui offre l'aspect d'une poudre bleu noir formée par de minuscules cristaux.

Cette poudre microcristalline est, en réalité, constituée, du moins dans les Végétaux supérieurs, par un mélange de deux composants que WILLSTAETTER a pu isoler : l'un, appelé *chlorophylle a*, se présente sous forme d'une poudre vert bleu, qui donne une solution alcoolique de la même teinte ; l'autre, désignée sous le nom de *chlorophylle b*, est une poudre vert foncé qui, en solution alcoolique, produit une solution franchement verte. Les deux chlorophylles sont fluorescentes et leur solution alcoolique apparaît rouge par réflexion. Les feuilles fraîches renferment : 2,75 ‰ de chlorophylle pure dont 2 ‰ du composant *a* et 0,75 ‰ du composant *b* ; quant aux carotinoïdes, ils sont contenus dans une proportion de 0,50 ‰.

Les deux chlorophylles répondent à la formule suivante :

Chlorophylle *a* : C^{55} H^{72} O^5N^4 Mg.

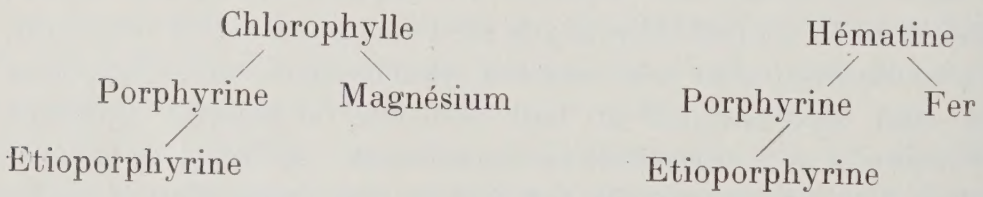
Chlorophylle *b* : C^{55} H^{70} O^6 N^4 Mg.

On voit donc que les deux composés ne diffèrent que par le fait que la chlorophylle *a* contient 2 atomes d'hydrogène de plus et 1 atome d'oxygène de moins que la chlorophylle *b*. Ces deux composés ont été retrouvés dans les plantes les plus diverses. Ainsi, ce que l'on appelle communément chlorophylle, représente un mélange de deux pigments voisins, les chlorophylles *a* et *b*. Cependant, dans beaucoup d'Algues, la chlorophylle semble à peu près exclusivement constituée par le composant *a*.

Comme sa formule l'indique, la chlorophylle est un corps organique quaternaire dont la molécule, de poids très élevé, contient un atome de magnésium. C'est donc un composé organo-magnésien. Elle a tous les caractères d'un éther-sel. Si l'on traite la chlorophylle par de la soude ou de la potasse, on la saponifie et l'on détache ainsi deux alccools : de l'alcool méthylique et un alcool particulier, ayant pour formule C^{26} H^{39} OH, le *phytol* ; on obtient, en même temps, des sels sodiques ou potassiques de corps à fonction acide, les *phyllines* (les chlorophyllines, triacides, ont pour formule C^{31} H^{34} O^6N^4 Mg ; les glaucophyllines, monoacides, C^{32} O^{34} O^7 N^4 Mg ; les pyrrophyllines, monoacides, C^{32} H^{34} N^4 Mg.). Les phyllines, traitées par des acides, perdent leur magnésium et deviennent des porphyrines (telle la pyrroporphyrine, de formule C^{32} H^{36} O^2 N^4). Par dégradation successive de ces dernières, on aboutit, enfin, à un mélange de deux corps pyrroliques : le phyllopyrrol et l'hémopyrrol.

La constitution chimique de la chlorophylle a été souvent rapprochée de celle de l'hémoglobine des Animaux. L'hémoglobine résulte, en effet, de l'union de protéides avec un pigment, l'*hématine*, dont la formule C^{32} H^{32} O^4 N^4 Fe offre certaines analogies avec celle de la chlorophylle. Or, cette formule est voisine de celle des phyllines obtenues par dégradation de la molécule de chlorophylle, avec cette différence que le fer y remplace le magnésium. Traitée par les acides, l'hématine perd son fer et donne des porphyrines. Enfin parmi ces porphyrines, l'hématoporphyrine donne, par réduction de l'hémopyrrol. Or, parmi ces porphyrines, il en est une, l'étioporphyrine, qui contient un noyau tétrapyrrolique se formant également dans la dégradation de la molécule chlorophyllienne. Le groupement étioporphyrine, contenant un noyau tétrapyrrolique, est donc commun au pigment vert des Végétaux et au pigment rouge des Animaux, comme l'a montré Willstaetter.

On peut résumer ces données par le schéma suivant :



Ces analogies ne sont peut-être pas fortuites. D'après une hypothèse formulée par J. Verne, les Animaux seraient incapables de faire la synthèse de leur hémoglobine et ce pigment proviendrait, soit de la chlorophylle, soit de l'hémoglobine contenue dans leur ration alimentaire. On sait, en effet, que beaucoup d'Animaux renferment des pigments verts voisins de la chlorophylle et il semble que ceux-ci proviennent simplement de la chlorophylle végétale ingérée et plus ou moins modifiée dans l'appareil digestif. Or, Verne a montré que les pigments chlorophylliens ne se rencontrent que chez les Animaux qui n'ont pas d'hémoglobine. Parmi les Vertébrés, qui renferment tous de l'hémoglobine, aucun ne fixe de pigments chlorophylliens. Ce savant suppose donc que, chez les Invertébrés, la chlorophylle

ingérée serait simplement excrétée dans certains tissus, sans subir de modifications sensibles, tandis que, chez les Vertébrés, la chlorophylle serait désintégrée jusqu'au stade des porphyrines et servirait à la synthèse de l'hémoglobine, synthèse dont on ignore, d'ailleurs, le mécanisme chimique.

Le spectre d'une dissolution de chlorophylle présente plusieurs bandes d'absorption, l'une (I), compacte et très intense, dans le rouge, occupant toute la région comprise entre les raies B et C et s'étendant un peu au delà de cette dernière, une autre (II), plus étroite, formée par un certain nombre de fines raies distinctes, dans l'orangé, entre C et D, une troisième (III), analogue à la précédente, dans le jaune, au-delà de la raie D, une quatrième (IV), à la limite du jaune et du vert, en deçà de la raie E, de même constitution que la seconde, et, enfin, trois larges bandes (V, VI), de faible intensité, dont deux se trouvent dans le bleu et la dernière (VII) dans le violet ; soit, en tout, deux grandes régions d'absorption, l'une dans la moitié la plus réfrangible, l'autre dans la moitié la moins réfrangible du spectre (Cf. fig. 232). La bande V est spéciale à la chlorophylle *b*, alors que la bande VI correspond à la chlorophylle *a*.

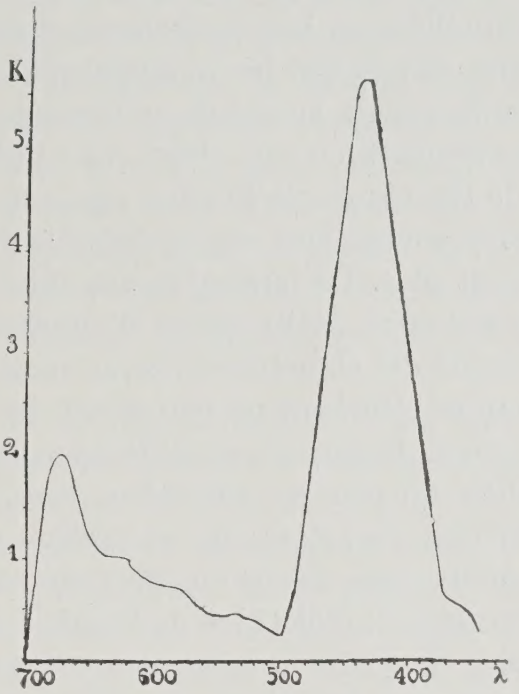


FIG. 232. — Spectre d'une solution acétonique de chlorophylle pure. En abscisses, longueurs d'onde (en mμ). En ordonnées, valeurs de la constante d'absorption K (d'après WURMSER, 1921).

Le spectre obtenu en faisant passer de la lumière à travers une feuille vivante présente les mêmes bandes d'absorption qu'une dissolution de chlorophylle, avec cette différence qu'elles se trouvent légèrement déviées vers la région rouge. En diluant avec de l'eau une solution alcoolique de chlorophylle et en y ajoutant une petite quantité d'un sel neutre quelconque, IWANOWSKI a obtenu une solution colloïdale de chlorophylle présentant les caractères d'un hydrosol. Or, le spectre d'absorption de cette solution colloïdale de chlorophylle s'est montré identique à celui des feuilles vivantes. On en a donc conclu, comme nous l'avons déjà dit précédemment, que la chlorophylle serait à l'état colloïdal dans les chloroplastes.

Origine cytologique et origine chimique de la chlorophylle.

Origine cytologique de la chlorophylle. — Certains Végétaux chlorophylliens inférieurs sécrètent de la chlorophylle d'une manière continue; nous n'envisagerons donc ici que les Végétaux chez lesquels la chlorophylle est élaborée d'une manière discontinue.

Nous avons vu que les chloroplastes ont une constitution chimique très

voisine de celle des chondriosomes et sont, dans les Végétaux chlorophylliens les plus évolués, le résultat de la différenciation de petits organites présentant les formes et les caractères histochimiques des chondriosomes ordinaires et désignés sous le nom de leucoplastes : ceux-ci se présentent, le plus souvent, sous forme de longs chondriocontes, de moins de 1 μ de largeur, et s'imprègnent, peu à peu, de chlorophylle pendant qu'ils s'épaississent et forment, sur leur trajet, de petits renflements qui leur donnent un aspect moniliforme. Les renflements finissent par se séparer, par rupture des parties effilées qui les réunissaient, et s'isolent sous forme de corpuscules plus gros que les autres chondriosomes, conservant quelquefois, à l'une de leurs extrémités ou aux deux, une partie filiforme qui leur donne des aspects de têtards ou de fuseaux ; puis ils continuent de s'accroître, s'arrondissent et prennent leur aspect définitif de gros corps de 3 à 6 μ de diamètre, souvent plus. La formation des chloroplastes est toujours précédée de la production de petits grains d'amidon qui prennent naissance dans les renflements des chondriocontes, au moment de l'apparition de la chlorophylle, et qui se résorbent un peu avant que le chloroplaste ait atteint sa taille définitive. Enfin, en se différenciant en chloroplaste, le chondriosome modifie un peu ses caractères histochimiques : il continue de présenter les mêmes caractères de coloration que les chondriosomes ordinaires, mais montre une beaucoup plus grande résistance vis-à-vis des fixateurs renfermant de l'alcool et de l'acide acétique qui le conservent, tout en altérant plus ou moins sa structure. Cette modification chimique se révèle, en outre, par le fait que les chloroplastes sont susceptibles de réduire les sels d'argent et noircissent au cours des imprégnations argentiques, propriétés que n'ont pas les leucoplastes dont ils dérivent ; ces modifications chimiques sont en relation directe avec la production de la chlorophylle et se manifestent même dans les chondriocontes destinés à se transformer en chloroplastes, dès que ceux-ci commencent à verdir.

Origine chimique de la chlorophylle et condition de sa formation (1). — Le mécanisme chimique de la formation de la chlorophylle dans les plastes, ou *chlorophyllogenèse* demeure très obscur, et l'on en est réduit à des hypothèses. Sachs a supposé qu'il existerait dans les plastes, encore incolores, mais destinés à verdir, un chromogène incolore, qu'il a désigné sous le nom de *leucophylle* et qui serait l'origine de la chlorophylle. D'après Monteverde et Lubimenko, cette leucophylle se transformerait en une substance incolore nommée *chlorophyllogène* ; celle-ci, très instable, pourrait se transformer, même en l'absence de la lumière, en un pigment vert, la *protochlorophylle* qui, ensuite, se transformerait elle-même en chlorophylle. Ces auteurs ont pu isoler cette protochlorophylle qui existe normalement chez beaucoup de Végétaux, notamment dans les téguments des graines de Cucurbitacées, en particulier chez les *Luffa*, mais n'ont pu obtenir sa transformation en chlorophylle. Par contre, on connaît mieux

1. Nous avons beaucoup emprunté, dans cet exposé, à l'excellent livre de R. Combes : « *La vie de la cellule végétale* » ; nous renvoyons à cet ouvrage pour tout ce qui concerne la bibliographie chimique et physiologique.

les conditions externes qui interviennent dans la chlorophyllogenèse et qui sont les suivantes :

1° La lumière n'est pas indispensable, pour toutes les plantes, à la formation de la chlorophylle, mais accélère souvent beaucoup le phénoméne. Un grand nombre d'Algues sont capables, en effet, de former leur chlorophylle à l'abri de la lumière et certaines produisent autant de chlorophylle à l'obscurité qu'à la lumière. Les Mousses, les Fougères et les Gymnospermes peuvent également former leur chlorophylle à l'obscurité, bien qu'en moindre quantité qu'à la lumière. Par contre, chez les Angiospermes, la lumière semble indispensable et, à l'abri de la lumière, les plastes des plantules ne produisent que des pigments jaunes (carotinoïdes), ainsi que de la protochlorophylle, mais le dernier pigment n'existe qu'en quantité trop faible pour que la plantule ait une teinte verte. La plante apparaît teinte en jaune : on dit qu'elle est *étiolée*. Toutefois, une lumière trop intense produit le même effet que, l'absence de lumière et arrête la formation de la chlorophylle dans toutes les plantes.

2° La température a une action sur la chlorophyllogenèse. C'est ainsi que, lorsqu'on expose à la lumière des plantules étiolées d'Angiospermes, la chlorophylle n'apparaît que si la température est suffisamment élevée ; aux basses températures, les plantules, continuent de croître, sans verdir. Il existe une température optima pour le verdissement de la plantule et, lorsque la température est trop élevée, la formation de la chlorophylle se ralentit. L'action du froid est manifeste dans les feuilles de Conifères qui, dans les régions où la température descend très bas, transforment leur chlorophylle en un pigment brun, nommé *chlorophyllane* ; nous avons vu, enfin, que, dans certaines plantes, les chloroplastes se transforment eux-mêmes en chromoplastes pendant l'hiver.

3° La présence du fer dans le milieu où se développent les plantes est indispensable à la chlorophyllogenèse. Son absence provoque la *chlorose*, c'est-à-dire un état pathologique caractérisé par la couleur jaune que prennent les plantes. La chlorophylle ne renferme cependant pas de fer dans ses constituants chimiques. D'après Oddo et Pollacci, le fer jouerait donc un rôle de catalyseur dans la synthèse des noyaux pyrroliques de la chlorophylle et l'introduction du pyrrol dans le milieu où vivent les plantes suppléerait à la présence du fer. D'autre part, Moore, ayant décelé, au moyen de la réaction de Maccallum (Cf. p. 241, les réserves qu'appelle l'emploi de cette réaction), la présence de fer inorganique dans le substratum des chloroplastes, lui attribue le rôle de catalyseur dans la photosynthèse.

Le manganèse et le soufre qui n'entrent pas dans la constitution de la chlorophylle sont aussi nécessaires, selon Mazé et Deuber. Le phosphore l'est aussi, et certains physiologistes (Stoklasa, Sebor et Senft) s'appuient sur cet argument pour soutenir que la chlorophylle naturelle est un complexe de lécithines et de chlorophylle pure.

4° L'oxygène est indispensable et les plantes étiolées ne verdissent pas quand on les expose à la lumière, dans un milieu dépourvu d'oxygène ou n'en renfermant qu'une quantité insuffisante.

5° Les glucides sont nécessaires. Certaines expériences ont prouvé que les feuilles de Lupin peuvent être complètement privées de glucides par un séjour prolongé à l'obscurité, tandis que d'autres, comme celles de Blé, traitées de la même manière, conservent leurs glucides. Si l'on place, à la lumière des feuilles de Lupin et de Blé, préalablement étiolées par un séjour prolongé à l'obscurité, on constate que les premières, privées de glucides, restent jaunes, tandis que les secondes, qui ont conservé leurs glucides, forment de la chlorophylle. Nous avons vu, d'ailleurs, que la formation des chloroplastes dans les bourgeons est toujours précédée ou accompagnée de la production de grains d'amidon dans l'intérieur des chondriocontes en voie de verdir et de se transformer en chloroplastes. Ce fait avait attiré l'attention de Belzung qui, n'ayant pas pu observer les chondriocontes formateurs des chloroplastes, avait admis que les grains d'amidon se transformaient directement en chloroplastes. On pense que la chlorophylle se formerait, en partie, aux dépens des glucides qui fourniraient le carbone, l'hydrogène et l'oxygène nécessaires pour l'édification de sa molécule. La chlorophylle étant peu riche en oxygène, il y aurait donc réduction des glucides et cette réduction pourrait avoir pour résultat l'apparition des pigments carotinoïdes.

On sait que les racines aériennes, ainsi que certaines racines se développant à la lumière, telles que celles formées par le tubercule de *Solanum tuberosum*, produisent de la chlorophylle. On ne constate, toutefois, aucune trace de chlorophylle dans les racines de jeunes plantes issues de graines que l'on a fait germer à la lumière. On s'est demandé pourquoi ces racines, cependant pourvues de leucoplastes, sont ainsi incapables de verdir. Cependant, en cultivant *Ipomœa purpurea* dans des milieux organiques appropriés, Molliard a réussi à obtenir de la chlorophylle dans les racines de cette plante ; mais il semblait, jusqu'ici, qu'il s'agissait là d'une exception. Or, dans des recherches récentes, Gautheret a montré, au contraire, que les racines d'Orge forment de la chlorophylle quand on les expose à la lumière ; mais ce pigment n'apparaît qu'à la fin de la croissance de la racine et sa formation est favorisée par l'addition au milieu de culture d'une certaine quantité de glucose ou de fructose ; d'autre part, la chlorophylle apparaît en plus grande quantité dans des racines détachées de la plantule et cultivées en milieu sucré. Il semble que la présence d'un certain taux de glucides soit nécessaire à la formation de la molécule de chlorophylle. Le verdissement des racines, dans ces conditions, paraît général, car Gautheret l'a observé également dans les racines de Lupin, de Radis et d'autres plantes encore.

Etat de la chlorophylle dans les chloroplastes.

Une fois définitivement constitués, les chloroplastes se présentent sous forme de gros corpuscules arrondis, ovoïdes ou lenticulaires, capables de se multiplier par allongement suivi d'étranglement. Ils sont généralement très nombreux dans les cellules ; leur nombre varie cependant, selon le

type de cellule considéré. Relativement moins nombreux dans les cellules des tissus de la tige que dans ceux de la feuille, ils sont surtout très abondants dans le tissu palissadique, ou tissu *assimilateur*, spécialement affecté à l'assimilation du carbone. Nous avons vu que, observés sur le vivant, ils présentent généralement un aspect homogène, parfois cependant vaguement granuleux : le pigment paraît donc diffus dans le substratum lipropotéique du plaste, ou à l'état de granules confus, à la limite de la visibilité. A l'ultramicroscope, les chloroplastes se présentent comme des corps toujours optiquement vides, discernables seulement par leur couleur verte et leur contour faiblement lumineux. C'est le même aspect homogène qu'ils revêtent, constamment, dans les préparations obtenues par les techniques mitochondriales qui, seules, réalisent une bonne fixation de ces organites.

On a vu, enfin, que diverses considérations d'ordre physiologique ont amené certains auteurs à admettre que le pigment chlorophyllien se trouvait à l'état colloïdal et uniformément réparti dans le substratum colloïdal des chloroplastes et qu'il y aurait union intime entre les micelles chlorophylliennes et les micelles du plaste. C'est ainsi, par exemple, que le spectre d'absorption de la chlorophylle des feuilles vivantes ne correspond pas au spectre d'une solution vraie de chlorophylle, mais à celui d'une solution colloïdale de chlorophylle (Iwanowski). D'autre part, la chlorophylle, très facilement oxydable à l'air, montre dans le plaste une stabilité qu'on ne peut expliquer que par l'étroite union de ses micelles avec les micelles incolores du plaste (Wurmser).

Partant de ces données, plusieurs physiologistes ont émis l'hypothèse que la chlorophylle serait à l'état de combinaison dans le substratum du plaste, soit avec les lipides, soit avec les protéides. On a constaté, en effet, que, pendant la germination des graines à l'obscurité, il se produit une augmentation de lécithines, parallèle à la formation de la chlorophylle des feuilles à la lumière, formation accompagnée d'une disparition de lécithines (Bernardi et Chiarcelli). Ces faits sembleraient donc en faveur de l'hypothèse de A. Gauthier, Hoppe-Seyler et Stoklasa qui admettaient que la chlorophylle serait une chlorolécithine. Lubimenko, d'autre part, ayant réussi à faire directement, à partir des feuilles broyées d'*Aspidistra*, une solution colloïdale aqueuse de chlorophylle, a reconnu que le pigment y est intimement lié à des substance protéiques. Il admet que celles-ci constituent la matière propre des chloroplastes : l'union entre la chlorophylle et le substratum du plaste serait même, selon ce physiologiste, une combinaison chimique. La chlorophylle serait donc combinée avec des protéides, comme l'hématine dans l'hémoglobine. Partant de ces faits, Lubimenko a émis l'hypothèse qu'il n'existerait dans les chloroplastes qu'un seul pigment combiné à des protéides, mais qui serait très instable. L'action des solvants tels que l'alcool suffirait à le libérer de ses attaches protéiques et à le morceler en quatre pigments : chlorophylles *a* et *b*, carotène et xanthophylle. Les procédés employés pour extraire le pigment n'auraient pas permis d'isoler le complexe chloroprotéique, ni même le pigment vert

unique qu'il contiendrait, mais seulement d'en extraire ses produits de fragmentation.

Résorption de la chlorophylle et régression des chloroplastes

Il convient de rappeler que, dans les groupes inférieurs de Végétaux chlorophylliens, où certaines cellules différenciées et pourvues de gros chloroplastes peuvent reprendre le caractère embryonnaire pour se transformer en cellules sexuelles ou en spores, les chloroplastes perdent leur chlorophylle et que cette perte de pigment est accompagnée d'une réduction considérable de volume du plaste qui reprend la dimension et la forme d'un chondrioconte. Elle est accompagnée également d'une modification des caractères histochimiques du plaste, qui reprend sa fragilité ordinaire vis-à-vis des fixateurs. Il y a donc, dans ces Végétaux, comme nous l'avons déjà fait ressortir, une réversibilité très nette entre la forme leucoplaste et la forme chloroplaste : le leucoplaste, minuscule et d'aspect mitochondrial, se transforme en gros chloroplaste ; puis ce dernier, par perte de ses pigments, revient à l'état de repos fonctionnel qui correspond à la forme de chondriosome ordinaire. Sous cette dernière forme, il pourra de nouveau, ensuite, lorsque les cellules se différencieront, s'imprégner de chlorophylle et revenir à l'état de chloroplaste qui est une de ses formes d'activité fonctionnelle.

Ces phénomènes très curieux ont été observés, pour la première fois, pendant la formation des spores et des cellules sexuelles des Ptéridophytes, par Emberger, puis, dans la formation de l'oosphère des Rhodophycées et des Charophytes, par Mangenot. Ils ont été constatés également par Cholodnyi pendant la formation des feuilles aquatiques de *Salvinia natans*.

Rappelons, enfin, que, selon Emberger, cette régression des chloroplastes s'opérerait dans des conditions physiologiques déterminées. L'une de ces conditions serait l'état de prolifération des cellules : dans les cellules qui se multiplient rapidement et dépensent beaucoup d'énergie (cellules embryonnaires), les plastes n'élaboreraient plus et prendraient l'état de chondriosomes. L'autre condition serait le mode de nutrition des cellules : lorsque la nutrition cesse d'être autotrophe, lorsque les cellules reçoivent un matériel de glucides abondant, ce qui est encore le cas des cellules embryonnaires, la chlorophylle cesserait d'être élaborée et les chloroplastes régresseraient à l'état de chondriosomes.

Mais cette réversibilité ne s'observe, en général, que dans les cellules en voie de différenciation ou destinées, par suite d'adaptations spéciales, à perdre définitivement leur chlorophylle. Elle n'a jamais été constatée chez les Phanérogames, dont les tissus différenciés semblent incapables, dans les conditions normales, de se dédifférencier (Cf. p. 1007). En faisant germer des graines de Phanérogames en l'absence de lumière, les plantules se développent sans former de chlorophylle et, cependant, les chondriocontes continuent à se transformer en gros corpuscules semblables aux chloroplastes (Pensa, Guilliermond) ; il est vrai que ceux-ci renferment tout de même

de la xanthophylle et peuvent être assimilés à des chromoplastes. Les chloroplastes sont susceptibles, d'ailleurs, dans les Phanérogames aussi bien que dans les Végétaux verts inférieurs, de perdre leur chlorophylle sous diverses influences amenant la chlorose (absence de lumière, de fer ou alimentation anormale) ; ils se transforment alors en chromoplastes renfermant de la xanthophylle ou du carotène ; mais cette transformation n'est pas alors accompagnée de modifications appréciables dans la forme ou le volume des plastes, parce qu'elle ne se produit pas dans des cellules en voie de différenciation. Une transformation semblable des chloroplastes en chromoplastes s'effectue normalement dans le mésocarpe des fruits et dans le mésophylle des fleurs. On la constate également dans les feuilles, en automne, un peu avant leur chute, où elle serait provoquée, selon R. Combes, par un déséquilibre dans la nutrition carbonée et azotée des cellules. On a pu provoquer, dans diverses Phanérogames, la disparition de la chlorophylle par un excès d'aliment azoté (Molliard). Le froid est capable, comme on l'a vu, de déterminer aussi, pour certaines plantes, la perte de la chlorophylle : c'est ainsi que, dans certaines variétés de Thuya et chez le Buis, les chloroplastes se transforment en chromoplastes jaunes et rouges pendant l'hiver, puis, au printemps, reprennent leur coloration verte, pendant que diminuent les pigments jaunes ou rouges. Dans certaines Algues monocellulaires (*Chlorella* et *Cystococcus humicola*) en cultures pures, Chodat a constaté aussi la transformation des chloroplastes en chromoplastes renfermant de la xanthophylle ou du carotène, en les exposant à une lumière trop intense : en allant de l'éclairement le plus faible à l'éclairement le plus fort, on constatait, par exemple, que la couleur du *Cystococcus* passait du vert olive au vert orangé, puis au jaune et enfin au rouge orangé. On obtient également la disparition de la chlorophylle en cultivant les Algues dans des solutions trop riches en sucre facilement assimilable, c'est-à-dire en les plaçant dans des conditions de nutrition hétérotrophes. Le fait a été constaté par Matruchot et Molliard dans le *Stichoccocus bacillaris*. Plus récemment, Chodat a montré que certaines Algues (*Chlorella* et *Rhodochytrium*), en devenant saprophytes ou parasites, perdent leur chlorophylle : leurs chloroplastes se transforment alors en leucoplastes.

Rappelons que, dans certaines Phanérogames parasites dépourvues de chlorophylle, les plastes ne se différencient plus et restent tous, dans les tissus adultes, à leur état primitif de chondriosomes ; il devient alors impossible de les distinguer des chondriosomes proprement dits, ainsi qu'il résulte des recherches inédites d'Emberger et de Mangenot. Ajoutons enfin que, chez les plantes panachées, les plastes ne se différencient généralement que dans les parties vertes ; les parties blanches sont des territoires dans lesquels les plastes restent à l'état de chondriosomes indifférenciés (Sou Jou Tsinen, Jutta von Loui, Schwartz).

Autres pigments contenus dans les chloroplastes.

Ce sont d'abord le carotène et la xanthophylle que nous étudierons plus loin. Ces deux pigments comprennent, en réalité, une série de variétés

qui sont des isomères. Leur spectre n'offre que trois bandes d'absorption dans le bleu et le violet.

A ces pigments s'ajoutent, dans les chloroplastes de certaines Algues, d'autres pigments rouges, bleus ou bruns, auxquels on a donné le nom de *pigments surnuméraires* et qui sont utilisés pour la classification des Algues. Ce sont la *phycoérythrine*, la *phycocyanine* et la *fucoxanthine* (1). Les deux premiers sont de nature protéique et on les groupe souvent sous le nom de phycochromoprotéides (KYLIN).

La phycoérythrine est un pigment rouge que l'on rencontre dans les Algues rouges ou Rhodophycées. C'est à ce pigment, qui se trouve en excès dans les chloroplastes et masque la chlorophylle, que ces Algnes doivent leur couleur rouge caractéristique. Les chloroplastes de ces Algues ont, pour cela, reçu le nom de *rhodoplastes*. La phycoérythrine est un pigment de nature protéique, soluble dans l'eau et insoluble dans l'éther et l'alcool. Elle offre, en solution pure dans l'eau, une teinte d'un beau rouge carmin, en lumière transmise, et donne naissance à une forte fluorescence orangée, en lumière réfléchie. Par évaporation, la solution dépose des cristaux. On peut obtenir la cristallisation de la phycoérythrine, à l'intérieur des cellules elles-mêmes, en traitant le thalle par une solution de chlorure de sodium à 10 % : le pigment se dissout dans le suc vacuolaire, puis y forme, au bout de quelques heures, des cristaux en forme de prismes hexagonaux, tandis que les rhodoplastes apparaissent avec une teinte verte. La solubilité de ce pigment dans l'eau explique que les Algues rouges verdissent quand on les met dans l'eau douce. KYLIN a pu séparer, par l'action des ferments protéolytiques, le composant protéique du pigment proprement dit dont la constitution est encore inconnue. La phycoérythrine montre dans son spectre trois bandes d'absorption, deux entre les raies D et E et l'autre entre les raies E et F.

La phycocyanine est un pigment bleu qui caractérise les Algues bleues ou Cyanophycées et qui se trouve, comme la chlorophylle, à l'état diffus dans le cytoplasme de ces Algues. Mais la phycocyanine se rencontre également, associée à la phycoérythrine, dans les rhodoplastes de certaines Algues rouges (*Lemanea* et *Batrachospermum* notamment). Ce pigment, très voisin du précédent, est aussi de nature protéique, soluble dans l'eau et insoluble dans l'éther et l'alcool. Ce pigment peut être facilement extrait des Algues, en laissant séjourner celles-ci dans l'eau distillée après les avoir tuées. On peut isoler, par l'action des ferments protéolytiques, le composant protéique du pigment proprement dit (KYLIN). Le spectre de ce pigment offre une bande d'absorption très nette entre les raies C et D (orangé, jaune). Ce pigment peut subir des modifications et se présenter avec des teintes bleue, bleue verte, ou bleue violette. Il possède une fluorescence rouge carmin.

Quant à la *fucoxanthine*, c'est un pigment jaune brun auquel les Algues

1. La xanthophylle joue le rôle de pigment surnuméraire chez les Hétérocontées (Conferves, *Ophiocytium*, *Botrydiopsis*, *Heterococcus*, etc...) ; les chloroplastes de ces Algues présentent, en effet, une coloration vert-jaune, due à un excès de xanthophylle masquant partiellement la chlorophylle : aussi a-t-on proposé de réserver à ces Algues le nom de *Xanthophycées* (ALLORGE).

brunes ou Phéophycées doivent leur teinte caractéristique. Ce pigment est associé, dans les chloroplastes de ces Algues, à de la chlorophylle *a*, à du carotène et à de la xanthophylle. Il masque la chlorophylle et donne aux chloroplastes de ces Algues une couleur brune ; aussi ces derniers ont-ils été désignés sous le nom de *phéoplastes*. Ce pigment est un carotinoïde, étudié par WILLSTÄTTER ; il a pour formule C^{40} H^{54} O^6 et présente 3 bandes d'absorption, deux entre les raies F et G (vert bleu) et la troisième couvrant l'extrémité droite du spectre. La fucoxanthine semble être au moins très voisine du pigment brun que l'on retrouve chez certaines Algues unicellulaires (Diatomées, Péridiniens, Chrysomonadines).

Rôle de la chlorophylle et des pigments surnuméraires

On a indiqué antérieurement le rôle essentiel de la chlorophylle qui, grâce à l'énergie solaire qu'elle capte, permet aux plantes vertes de décomposer l'anhydride carbonique et de réaliser, à partir du carbone et de l'eau, la synthèse de la matière organique, notamment des glucides. La chlorophylle joue donc un rôle physiologique considérable dans la vie des Végétaux verts, rôle qui retentit sur la biologie de tout le monde vivant.

On a démontré, par des expériences classiques, dont l'une d'elles, l'expérience d'ENGELMANN, a été exposée ici, que le dégagement de l'oxygène pendant l'assimilation chlorophyllienne s'effectue au niveau des bandes d'absorption de la chlorophylle.

Les expériences de D. BERTHELOT et GAUDECHON, BALY, HEILBRON, BARKER, USHER ET PRIESLEY ont montré que l'aldéhyde formique, que l'on suppose être le produit initial de la photosynthèse, est réalisable à partir de CO^2 ou CO et d'H^2O, par l'action des radiations ultraviolettes de longueur d'onde très courte. Cette réaction, fortement endothermique, ne peut être obtenue, ni par des radiations visibles, ni par l'infrarouge, mais seulement par des radiations à très courtes longueurs d'onde qui ne se trouvent pas dans la lumière solaire qui parvient à la surface de la terre et qui sont, d'a lleurs, incompatibles avec la vie. Aussi tous les physiologistes sont-ils d'accord pour admettre que le rôle de la chlorophylle est surtout physique, que la chlorophylle agit comme *sensibilisateur optique*, comme l'avait supposé, pour la première fois, Ed. BECQUEREL. Le rôle de la chlorophylle est dû à son pouvoir d'absorber certaines radiations et à son état d'intime association avec la substance des plastes. On sait que les radiations sont capables de provoquer des réactions chimiques nécessitant un apport d'énergie extérieure (réaction endothermique) ; or toutes les radiations n'ont pas un pouvoir égal sur une réaction donnée : les rayons rouges ne réduisent pas ou réduisent faiblement les sels d'argent ; mais, pour de nombreuses réactions, certaines substances existent qui, incorporées au système chimique considéré, le rendent sensible à des radiations dont l'action serait autrement nulle ou très faible ; ces substances sont appelées sensibilisateurs. Pour qu'un corps agisse comme sensibilisateur, il faut qu'il absorbe les radiations pour lesquelles il devra sensibiliser le système chimique ; il faut,

en outre, qu'il soit intimement mêlé aux éléments de ce système. En incorporant du violet de méthyle, corps qui absorbe les rayons rouges, à une émulsion argentique, on rend celle-ci sensible à ces radiations. C'est ce procédé qu'on utilise en photographie pour rendre les sels d'argent sensibles aux radiations rouges (orthochromatisme). La chlorophylle joue vraisemblablement un rôle analogue. Selon WURMSER, elle sensibilise aux radiations rouges et bleues, c'est à-dire à des radiations présentes dans la lumière solaire, une réaction endothermique portant sur des éléments présents dans le chloroplaste ; l'énergie ainsi acquise par le protoplasma sera utilisée, d'une manière qui a été déjà précisée, pour la décomposition du gaz carbonique et la synthèse du glucose (Cf. p. 459 et suiv.).

La xanthophylle et le carotène, dont nous reparlerons plus loin, ne semblent pas jouer de rôle dans la photosynthèse. Quant à la phycoérythrine, la phycoxantine, et la phycocyanine, elles paraissent avoir un rôle important par leurs bandes d'absorption et s'associer à l'action sensibilisatrice de la chlorophylle en déplaçant le maximum d'absorption vers la partie violette du spectre. ENGELMANN a montré, à l'aide du *Bacillus termo* (Cf. p. 493) que, dans les Phéophycées, le dégagement maximum d'oxygène se produit vers le jaune et, dans les Rhodophycées, dans le vert. Or, les rayons calorifiques les moins réfrangibles sont absorbés par l'eau, dans la mer, à partir de 14 mètres de profondeur et, si l'on étudie la répartition des Algues marines, on constate que les Phéophycées et, surtout, les Rhodophycées sont celles qui peuvent vivre dans les régions les plus profondes ou les moins éclairées. On entrevoit, dès lors, l'utilité de ce déplacement du maximum d'absorption dans la photosynthèse. Aussi ENGELMANN avait-il conclu de ses recherches que, grâce à ces pigments, les Algues brunes et rouges peuvent utiliser les radiations les plus réfrangibles et assimiler l'anhydride carbonique dans les régions où ne pourraient pas le faire les Algues vertes qui ne renferment que de la chlorophylle.

Dans les Rhodophycées, d'ailleurs, la phycoérythrine est d'autant plus abondante que l'Algue dispose, pour assimiler, d'une plus faible lumière : les Rhodophycées les plus vivement colorées en rouge habitent les fonds de 10 à 30 mètres, où n'arrive plus qu'une lumière diffuse ou, à un niveau plus élevé, les stations obscures (fissures des rochers, grottes sous-marines, etc.) ; les espèces de Rhodophycées qui vivent exposées au soleil sont, en majorité, vertes ou d'un vert à peine teinté de rose ou de violet.

WURMSER a grandement précisé, pour ces Algues, la théorie d'ENGELMANN et a montré que la présence de la phycoérythrine a pour effet de permettre à la plante d'absorber des radiations vertes qui, dans la faible lumière provenant jusqu'à elle, prédominent sur les radiations rouges. Les plantes dont la photosynthèse est ainsi sensibilisée pour le vert sont, dans une certaine mesure, comparables aux Animaux nocturnes ; la rétine de ceux-ci est spécialement apte à capter la faible lumière de la nuit, pauvre en radiations rouges ; or, les cellules sensorielles de cette rétine sont imprégnées, dans leur partie réceptrice (bâtonnets rétiniens), d'un pigment rouge, le pourpre rétinien, qui absorbe au maximum les radiations de lon-

gueur d'onde voisine de 520 mμ. Par contre, dans la rétine des Animaux diurnes, ce pigment n'existe qu'en faible quantité et seulement dans les parties périphériques, non directement éclairées.

Rôle des chloroplastes dans la photosynthèse

On a d'abord admis que le phénomène chlorophyllien s'effectuerait tout entier dans les chloroplastes et que la chlorophylle était le seul constituant jouant un rôle dans ce phénomène. On pensait que l'anhydride carbonique pénétrait dans l'intérieur du chloroplaste et s'y dissociait, rejetant l'oxygène à l'extérieur et combinant son carbone à l'eau. Aujourd'hui, le phénomène apparaît beaucoup plus complexe.

On sait que le pigment chlorophyllien extrait des cellules n'est pas capable d'absorber et de décomposer l'anhydride carbonique. Le substratum du chloroplaste semble donc absolument nécessaire pour la réalisation du phénomène. On s'est donc demandé comment pouvait intervenir le chloroplaste. Moore ayant démontré, avec Webster, que les solutions colloïdales des sels ou oxydes de fer, en présence d'anhydride carbonique et à l'aide de l'énergie solaire, ont le pouvoir d'opérer la synthèse de l'aldéhyde formique, a attribué au substratum du chloroplaste un rôle prédominant. Après avoir extrait du chloroplaste, par l'alcool, les pigments et les lipoïdes, ce savant a cherché à démontrer, par le réactif de Maccallum, la présence constante de fer dans le chloroplaste. Il a admis que le fer inorganique, à l'état de sels ou d'oxydes, serait un constituant du chloroplaste, qu'en présence de la lumière et de l'anhydride carbonique, il donnerait lieu à la production d'aldéhyde formique, et que la chlorophylle n'interviendrait que dans les phases ultérieures du phénomène.

On a vu que, selon Willstaetter et Baly, la chlorophylle aurait non seulement un rôle physique dans le phénomène assimilatoire, en permettant l'utilisation des radiations lumineuses par la plante, mais jouerait en même temps un rôle chimique en se combinant avec l'anhydride carbonique

Mais on peut admettre aussi qu'en dehors du chloroplaste, le cytoplasme a aussi un rôle important dans l'assimilation. En réalité, on ne connaît encore rien des rôles respectifs du chloroplaste, de la chlorophylle et du cytoplasme dans le phènoméne chlorophyllien. La question se préciserait si l'on pouvait isoler des chloroplastes et rechercher s'ils sont capables ou non de produire, à eux seuls, le phénomène de la photosynthèse. Dans des expériences sur l'assimilation chlorophyllienne, on a réussi à isoler des chloroplastes dans des cellules lésées et constaté que ceux-ci ne montraient aucun dégagement d'oxygène ; mais on sait que les chloroplastes sont des organites très fragiles et qui s'altèrent facilement.

Lubimenko a réussi, d'autre part, en faisant fermenter des tissus chlorophylliens, à isoler les chloroplastes et à les conserver pendant plusieurs mois dans une solution aqueuse glycérinée sans qu'ils perdent leur chlorophylle, ni leur aspect ordinaire. Ces chloroplastes n'ont pas donné lieu aux

phénomènes chlorophylliens et n'ont pas formé d'amidon, même en présence d'une solution de glucose. Mais, étant donné la fragilité des chloroplastes, on est obligé d'admettre que ceux-ci étaient déjà coagulés et l'expérience n'a aucune signification.

Actuellement, à la suite des travaux de BLACKMAN, WURMSER, OSTERHOUT et HAAS, WARBURG, OSTWALD, on tend à penser que la chlorophylle ne joue que le rôle de sensibilisateur optique, et n'intervient pas directement dans la photosynthèse. L'assimilation chlorophyllienne comporterait une série de réactions dont l'une serait déterminée par la lumière et les autres pourraient se faire à l'obscurité. Il s'ensuit que les chloroplastes n'auraient pas le rôle prédominant, dans la photosynthèse, qui s'accomplirait, en grande partie, dans le cytoplasme lui-même.

Cette opinion s'appuie sur les raisons suivantes. Tout d'abord WILLSTAETTER et STOLL ont démontré que l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne n'est pas proportionnelle à la quantité de chlorophylle dans un tissu et qu'elle ne dépend pas, par conséquent, de la teneur en chlorophylle. Les mêmes savants ont fait ressortir, en outre, que la température n'agit pas sur l'assimilation chlorophyllienne comme sur une action photocatalytique, mais plutôt comme elle le ferait sur une réaction s'opérant à l'obscurité et due à une action diastasique, ce qui laisserait supposer qu'une diastase localisée dans le cytoplasme interviendrait dans le phénomène. D'autre part, PRINGSHEIM a montré que le dégagement d'oxygène n'a pas lieu au niveau même du pigment chlorophyllien et WURMSER a fait ressortir qu'il serait difficile d'admettre que l'oxygène libéré au cours de l'assimilation puisse être produit par le chloroplaste au contact du pigment chlorophyllien sans décomposer ce dernier, étant donné la facilité avec laquelle ce pigment est oxydé à la lumière. WILLSTAETTER et STOLL ont établi, enfin, que l'anhydride carbonique décompose le pigment pour s'emparer de son magnésium. Il faut donc admettre, avec WURMSER, que la chlorophylle est protégée à la fois contre le contact de l'oxygène et celui de l'anhydride carbonique puisque la chlorophylle n'est pas détruite pendant l'assimilation.

IRWING, en outre, a montré que les feuilles au début de leur développement, bien que renfermant déjà de la chlorophylle, passent par un stade où l'assimilation chlorophyllienne n'est pas encore établie, ce qui laisserait supposer qu'un facteur en dehors du pigment serait nécessaire et n'interviendrait qu'au bout d'un certain temps. On a également invoqué, en faveur d'une intervention du cytoplasme, le fait que ce dernier est capable, dans les Bactéries nitriques, d'assimiler le carbone en l'absence de chlorophylle à condition que l'énergie nécessaire lui soit fournie. Ces raisons ont donc fait admettre à WILLSTAETTER et à certains autres physiologistes que le cytoplasme avoisinant les chloroplastes pourrait intervenir dans les phénomènes chlorophylliens, en même temps que le chloroplaste et la chlorophylle qu'il renferme. C'est ainsi qu'USHER et PRIESTLEY admettent que l'aldéhyde formique se formerait dans le cytoplasme, mais que sa polymérisation en glucose s'opérerait dans le chloroplaste. Pour WILLSTAETTER et STOLL, la production d'aldéhyde formique s'effectuerait dans le

cytoplasme. Enfin, on sait que WURMSER fait jouer au chloroplaste un rôle tout différent, consistant en une réduction d'H^2O (Cf. p. 461).

Mais nous n'insisterons pas plus longuement sur cette question qui, pour l'instant, n'a pas encore reçu de solution définitive. Et le lecteur pourra compléter ces notions sur le rôle de la chlorophylle en se reportant à l'exposé précédant (Chapitre X, p. 459), relatif aux diverses hypothèses proposées pour expliquer le mécanisme de la photosynthèse et le rôle des chloroplastes dans ce phénomène

LES PIGMENTS CAROTINOIDES

Constitution chimique des carotinoïdes.

On réunit sous le nom de *pigments xanthiques* ou, avec TSWETT, sous celui de *carotinoïdes*, la plupart des pigments jaunes orangés et rouges orangés et quelques pigments rouges vifs et rouges carminés que l'on rencontre non seulement dans des plastes spéciaux nommés *chromoplastes*, mais aussi, associés à la chlorophylle, dans tous les chloroplastes. Ces pigments sont insolubles dans l'eau, mais solubles dans l'éther de pétrole, le benzène, l'éther et les corps gras; aussi peuvent-ils se trouver aussi à l'état dissous dans des inclusions huileuses, comme c'est le cas souvent, tout au moins chez les Champignons et les Animaux, et même chez certaines plantes vertes. C'est pourquoi on donne souvent à ces pigments le nom de *lipochromes*.

Parmi eux, il y a lieu de distinguer d'abord le carotène, pigment de la racine de Carotte, étudié par ARNAUD, puis par WILLSTAETTER ; c'est un carbure d'hydrogène, à poids moléculaire très élevé,répondant à la formule C^{40} H^{56}. Il est représenté par des pigments, variant du jaune orangé au rouge orangé, que l'on rencontre dans beaucoup de fleurs et de fruits. C'est un pigment très soluble dans l'éther de pétrole, qui cristallise en tablettes rhomboïdales, et dichroïques, critallisation qui peut se produire dans le plaste lui-même. A côté du carotène, WILLSTAETTER et ESCHER ont isolé, dans la Tomate, un pigment rouge auquel ce fruit doit sa couleur et qu'on a désigné sous le nom de *lycopène*. Ce pigment est un isomère du carotène dont la constitution chimique peut être exprimée par la même formule générale, mais qui s'en distingue par certaines propriétés physiques et chimiques et, notamment, par des différences dans son spectre d'absorption. Ce pigment a été retrouvé dans beaucoup d'autres Végétaux et, notamment, dans le fruit de *Rosa canina*, par MONTEVERDE et LUBIMENKO. Les recherches de LUBIMENKO ont fait connaître, en outre, l'existence d'une série de pigments de couleurs variées qui possèdent des caractères communs avec le carotène et le lycopène, mais qui, par certaines propriétés spéciales, occupent une place intermédiaire entre ces deux pigments : ce sont les *lycopinoïdes*.

La *xanthophylle* ou *étioline* est un pigment jaune auquel beaucoup de fleurs doivent leur couleur et qui se rencontre dans tous les chloro-

plastes. C'est à ce pigment que les Phanérogames soustraites à l'action de la lumière doivent leur coloration jaune. La xanthophylle répond à la formule $C^{40}\ H^{56}\ O^2$; on la considère comme un oxyde du carotène. Elle est très soluble dans l'alcool et peu soluble dans l'éther de pétrole ; elle cristallise en petites tablettes de coloration jaune. Il paraît exister de nombreuses variétés de xanthophylle et, dans les chloroplastes, Tswett en a distingué plusieurs. Un isomère de la xanthophylle a été rencontré par Tswett dans l'arille de *Taxus baccata* et désigné sous le nom de *rhodoxanthine*. C'est un pigment rouge que Monteverde et Lubimenko ont retrouvé dans d'autres plantes. Les recherches de Lubimenko ont mis en évidence, enfin, une série de pigments voisins de la rhodoxanthine. On voit que les carotinoïdes constituent toute une famille de pigments unis entre eux par une constitution chimique voisine. Ces pigments peuvent se rencontrer à l'état de mélange dans les chromoplastes et les chloroplastes de beaucoup de plantes.

Les pigments xanthophylliens prennent, avec le réactif iodo-ioduré, une teinte verte ; quant aux pigments carotiniens ils se reconnaissent par le fait qu'ils se colorent en brun par le même réactif et en bleu par l'acide sulfurique et l'acide chlorhydrique concentrés, ainsi que par le perchlorure de fer.

Origine chimique des carotinoïdes et conditions de leur formation

Nous avons vu que, d'après Lubimenko, ces pigments seraient en combinaison dans les chloroplastes avec les chlorophylles *a* et *b* et constitueraient ainsi un même pigment qu'on peut désigner sous le nom de chlorophylle brute, laquelle serait elle-même combinée avec le substratum protéique du chloroplaste. Aussi, d'après le physiologiste russe, les carotinoïdes, lorsqu'ils se trouvent à l'état libre, dans les chromoplastes, dériveraient donc de la chrorophylle. Ce savant a constaté que le lycopène et les lycopinoïdes, ainsi que tous les autres carotinoïdes, qui naissent dans les chloroplastes, prennent la place de la chlorophylle et n'apparaissent que lorsque celle-ci disparaît. Ils ne se forment qu'en présence de l'oxygène ce qui prouve que, chimiquement leur formation est une réaction d'oxydation, fait déjà mis en évidence par Demert et Curtel. La chaleur joue un rôle important dans leur formation. Quant à la lumière, elle l'accélère, mais n'est point nécessaire. Il y a coïncidence entre les conditions physiologiques qui favorisent la production de ces pigments et celles qui activent la disparition de la chlorophylle dans les chromoplastes. De tous ces faits, Lubimenko conclut que ces pigments sont des produits d'une oxydation particulière de la chlorophylle occasionnée probablement par l'activité des diastases oxydantes. On est mal renseigné, d'ailleurs, sur les conditions précises dans lesquelles se forment ces pigments. On a pu constater, cependant, que le fruit de Tomate renferme trois carotinoïdes : xanthophylle, carotène et lycopène. Les fruits exposés à une température de 30 à 37° forment de la xanthophylle et du carotène, mais pas de lycopène. En plaçant le fruit

à une température moins élevée, le lycopène apparaît. Le lycopène, d'autre part, ne se forme pas en l'absence d'oxygène, et la lumière n'intervient pas dans sa genèse.

Nous avons vu que les chloroplastes peuvent, sous certaines influences (déséquilibre de la nutrition, soit par excès de nutrition carbonée ou azotée, soit par absence de fer, soit par privation ou excès de lumière, ou sous l'influence du froid), perdre leur chlorophylle et se transformer en plastes chargés de carotinoïdes, c'est-à-dire en *chromoplastes.*

Mais, en dehors de ces phénomènes, d'ordre pathologique, on voit apparaître normalement des chromoplastes renfermant des pigments carotinoïdes dans les fleurs et les fruits, ainsi que dans la racine de la Carotte. Nous ne parlerons ici que de la formation de ces derniers.

Mode de formation cytologique des carotinoïdes

Le mode de formation cytologique des pigments carotinoïdes dans les chromoplastes des fleurs et des fruits est bien connu aujourd'hui grâce aux travaux de W. Schimper, A. Meyer, Courchet et, surtout, aux recherches plus récentes de Guilliermond. Ces pigments prennent naissance, comme on l'a vu, au sein de plastes spéciaux que l'on a désignés sous le nom de chromoplastes. Ceux-ci ont une origine différente, selon qu'ils se forment dans les cellules parenchymateuses ou dans les cellules épidermiques. Dans les premières, ils résultent de la métamorphose de chloroplastes ; dans les secondes, il se forment à partir de leucoplastes

Examinons d'abord le cas des cellules parenchymateuses et prenons comme exemple la fleur de *Lilium Pomponium*, variété corail. Dans les cellules du mésophylle des sépales et des pétales de cette fleur, on observe d'abord de gros chloroplastes. Au moment où la fleur se pigmente, ces chloroplastes se dilatent légèrement et prennent un contour irrégulier, lobé, tandis que l'on voit apparaître, sur leur pourtour, de petits grains nettement individualisés d'un pigment rouge, du groupe des carotènes. La chlorophylle disparaît ensuite peu à peu et l'on voit se former, au centre de ces plastes, un grain d'amidon composé. Celui-ci se résorbe au bout de peu de temps, laissant à sa place une cavité, en sorte que, dans la fleur ouverte, les chromoplastes apparaissent sous forme de grosses vésicules formées d'une paroi renfermant de nombreux grains de pigment et d'une cavité remplie de liquide occupant tout le reste du plaste (Cf. fig. 52, A). Des processus assez semblables se rencontrent dans le mésocarpe d'*Asparagus officinalis* et d'*Arum italicum*. On trouve d'abord de gros chloroplastes contenant chacun un grain d'amidon composé ; puis l'amidon est digéré, tandis que la chlorophylle disparaît et se trouve remplacée par un pigment xanthophyllien diffus. Les chromoplastes forment ensuite un second pigment rouge, du groupe du carotène, à l'état de grains bien individualisés et localisés surtout sur le pourtour du chromoplaste

Dans d'autres cas, le pigment apparaît surtout à l'état de cristaux. C'est ce qu'on observe dans les fleurs de certaines variétés de Glaïeul. Ici, les

cellules du mésophylle des sépales et des pétales montrent également des chloroplastes renfermant chacun un gros grain d'amidon composé. Peu à peu, la chlorophylle disparaît et se trouve remplacée par un pigment diffus, jaune, tandis que l'amidon se résorbe ; puis on voit apparaître, dans le chromoplaste jaune, un pigment rouge, à l'état de grains bien individualisés et surtout de cristaux sous forme d'aiguilles ou de losanges. Quand ces cristaux restent petits, ce qui est le cas le plus fréquent, les chromoplastes conservent leur forme ronde ; au contraire, dans le cas où ils prennent un plus grand développement, ces cristaux modifient la forme du chromoplaste qui épouse leurs contours et deviennent fusiformes ou allongés (Cf. fig. 52, B).

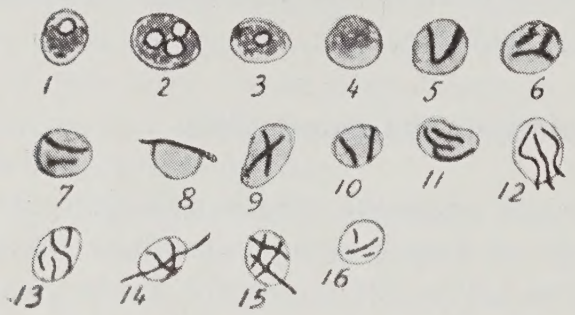


Fig. 233. — Formation des chromoplastes, par métamorphose des chloroplastes dans le fruit de *Solanum lycopersicum*. — 1 à 4, chloroplastes dont la chlorophylle et l'amidon sont en voie de résorption. — 5 à 11, la chlorophylle est remplacée par de la xanthophylle diffuse et des cristaux de carotène. — 12 à 16, la xanthophylle a disparu ; seuls subsistent, au niveau des plastes, les cristaux de carotène (d'après Guilliermond, 1919).

Un exemple assez semblable nous est offert par le mésocarpe des fruits de *Solanum dulcamara* et du *Solanum lycopersicum*. Avant la maturation du fruit, les cellules de ce tissu renferment de gros chloroplastes pourvus de petits grains d'amidon (fig. 233, *1*, *2*, *3*) : lors du rougissement, ces chloroplastes perdent leur chlorophylle et leur amidon et, à la chlorophylle, se substitue un pigment xanthophyllien jaune ; on assiste ensuite à la production, au sein de ces chromoplastes, de plusieurs aiguilles cristallines d'un pigment rouge qui correspond à du lycopène (fig. 233, *5* à *11*). Ces aiguilles ont des dispositions variées : tantôt elles forment des faisceaux, tantôt elles s'entrecroisent en X ou en T. Elles sont généralement courtes et ne modifient pas sensiblement la forme du chromoplaste, qui reste arrondi. Dans une dernière phase enfin, la xanthophylle disparaît et il ne subsiste plus que les cristaux de lycopène (fig. 233, *12* à *16*).

Dans d'autres cas, les cristaux de pigment rouge se forment en plus grand nombre dans chacun des chromoplastes et prennent un développement plus considérable, qui modifie la forme primitive du plaste. C'est le cas des chromoplastes du mésocarpe du fruit de *Rosa canina*, qui dérivent des chloroplastes, situés autour du noyau : ceux-ci perdent peu à peu leur chlorophylle qui se trouve remplacée, d'abord, par un pigment diffus ; puis ils s'allongent, en s'amincissant, et prennent des aspects cristallins : losanges, fuseaux ou triangles à pointes effilées, parfois réunis deux à deux par une partie amincie et dont les formes sont dues à des cristaux de pigment rouge (lycopène), qui se sont déposés à leur intérieur (Cf. fig. 53). On retrouve des chromoplastes semblables dans le mésocarpe du fruit de *Lycium barbarum* dont les chromoplastes forment de cristaux de lycopène (fig. 234). Ainsi, dans ces deux derniers cas, les chromoplastes modifient leur aspect

en épousant la forme des cristaux déposés à leur intérieur et prennent un aspect cristallin.

Dans les cellules épidermiques des fleurs et des fruits, les chromoplastes résultent, au contraire, presque toujours, de la transformation de leucoplastes, affectant la forme de longs chondriocontes onduleux. Le cas le plus simple est celui de la fleur de Tulipe (variété jaune) que nous avons déjà étudiée. Dans les fleurs les plus jeunes, les leucoplastes se présentent sous forme de grains ou de courts bâtonnets ; ceux-ci s'allongent bientôt en chondriocontes et forment sur leur trajet de petits grains d'amidon composés qui ne tardent pas à se résorber, tandis que les chondriocontes continuent à s'allonger et prennent l'aspect de longs et minces filaments flexueux. Ces chondriocontes s'imprègnent alors d'un pigment xantho-

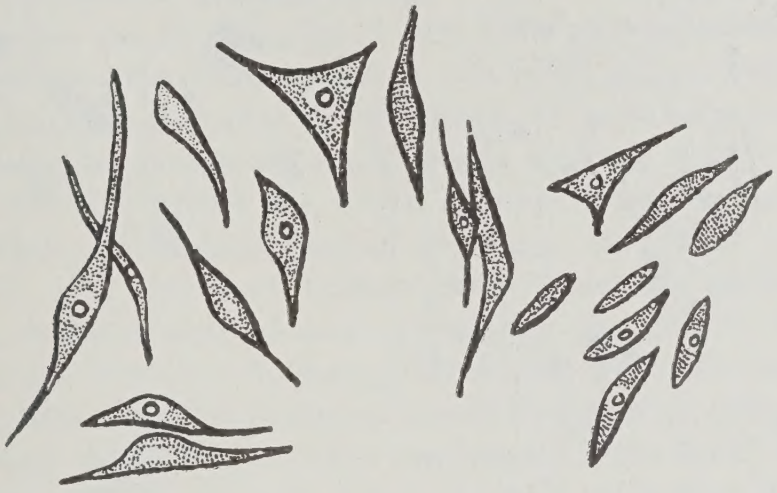


FIG. 234. — Chromoplastes du mésocarpe du fruit de *Lycium barbarum* (d'après GUILLIERMOND, 1919).

phyllien apparaissant sous forme de nombreux et très petits granules, à peine distincts. Ils représentent alors des chromoplastes réduits à la forme des chondriocontes typiques et persistent à cet état pendant toute la durée de la vie de la fleur (Cf. fig. 55).

Dans les cellules épidermiques des sépales de la fleur d'*Iris germanica* (Cf. fig. 56), on observe, dans la région de l'onglet, la production d'un pigment xanthophyllien jaune qui se trouve localisé dans des chromoplastes plus différenciés dont il est facile de suivre toutes les phases de formation. Dans les stades très jeunes, avant la pigmentation, les cellules épidermiques de cette région montrent des leucoplastes offrant l'aspect de longs chondriocontes flexueux remplis de gouttelettes lipoïdiques. Ces chondriocontes s'épaississent par augmentation de leurs inclusions lipoïdiques, puis forment, sur leur trajet, de petits grains d'amidon simples ou composés, en même temps qu'ils s'imprègnent d'une xanthophylle paraissant diffuse. Bientôt, les gouttelettes lipoïdiques contenues dans leur intérieur se résorbent, puis les grains d'amidon sont digérés, laissant à leur place une cavité hyaline ; les chondriocontes remplis de xanthophylle s'épaississent alors et montrent sur leur trajet des renflements vésiculeux correspondant à la place qu'occupaient les grains d'amidon. Dans chacune de ces vésicules, se trouvent

d'ordinaire un ou plusieurs granules lipoïdiques animés de mouvements browniens. Ces renflements vésiculeux se dilatent beaucoup, puis montrent une tendance à se séparer par rupture des parties effilées qui les réunissaient pour former de gros chromoplastes vésiculeux ; mais, le plus

FIG. 235. — Formation des chromoplastes dans l'épicarpe du fruit d'*Arum italicum*. — 1, cellules très jeunes : les plastes sont à l'état de chondriocontes. — 2, formation de grains d'amidon composés au sein des plastes. — 3, l'amidon s'est résorbé et les plastes forment des renflements vésiculeux où sont localisés les grains de carotène. — 4, diverses formes de chromoplastes (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

souvent, ces chromoplastes conservent à leurs extrémités des appendices effilés, restes des chondriocontes aux dépens desquels ils se sont formés. Dans la fleur complètement ouverte, ces chromoplastes offrent les formes les plus variées : chondriocontes allongés et très épaissis, souvent

pourvus de renflements vésiculeux, grosses vésicules anguleuses, se prolongeant par des appendices effilés, etc., c'est-à-dire tous les intermédiaires entre les chondriocontes primitifs et les gros chromoplastes différenciés à partir de ces éléments.

Dans les poils des sépales qui renferment également de la xanthophylle, les leucoplastes, en forme de longs chondriocontes, restent remplis de gouttelettes lipoïdiques qui s'imprègnent bientôt de pigment jaune. Ces chondriocontes forment, sur leur trajet, de petits renflements qui tous se séparent pour donner des chromoplastes de formes régulières, arrondis et remplis de gouttelettes lipoïdiques et de xanthophylle.

On retrouve les mêmes phénomènes dans les autres espèces d'*Iris*, de même que dans les épidermes des pétales de beaucoup d'autres fleurs (*Fritillaria imperialis*, *Begonia*, etc...)

Dans d'autres cas, le pigment, au lieu d'être diffus ou confusément granuleux, apparaît sous forme de grains nettement individualisés. C'est ainsi que, dans l'épicarpe du fruit d'*Arum italicum*, on assiste à la production d'un pigment rouge, du groupe du carotène, qui apparaît sous forme de grains assez gros et très distincts. Ici, avant la maturation du fruit, on trouve des leucoplastes présentant l'aspect de longs et minces chondriocontes (fig. 235, *1*) ; puis ceux-ci ne tardent pas à former, sur plusieurs points de leur trajet, de petits grains d'amidon composés (fig. 235, *2*) : cet amidon se résorbe ensuite, laissant, à la place qu'il occupait, une petite cavité, en sorte que les chondriocontes apparaissent sous forme de longs filaments pourvus, sur leur trajet, de plusieurs petits renflements vésiculeux. Chacun de ces renflements est alors (fig. 235, *3*) le siège de la production de petits grains de pigment rouge, localisés tout autour de la cavité. Dans le fruit mûr, les chromoplastes conservent généralement la même forme : ils sont représentés encore par de longs filaments munis, sur leur trajet, de plusieurs renflements vésiculeux dont la paroi est remplie de grains de pigment et le reste occupé par une cavité (fig. 235, *4*) ; parfois, cependant, ces renflements peuvent s'isoler (fig. 235, *4*).

On observe les mêmes phénomènes dans l'épicarpe du fruit d'*Asparagus officinalis*, avec cette différence que les renflements vésiculeux, formés aux dépens des chondriocontes, se séparent généralement les uns des autres, en sorte que, dans le fruit mûr, les chromoplastes apparaissent sous forme de petites vésicules dont la paroi est occupée par des grains de pigment rouge (fig. 236). Dans les cellules épidermiques des sépales et des pétales de *Lilium Pomponium*, variété corail, on assiste à la formation d'un pigment rouge, du groupe du carotène, qui prend naissance de la même manière (fig. 237). Il en est de même dans les cellules épidermiques de l'arille de *Taxus baccata* dont le pigment est de la rhodoxanthine ; mais, dans ces deux derniers cas, l'apparition des grains de pigment dans les chondriocontes précède celle de l'amidon qui ne se résorbe qu'au moment de la séparation des vésicules.

Dans d'autres cas, le pigment apparaît sous forme de cristaux, comme dans l'épiderme des pièces du périanthe de *Clivia nobilis*. Ici, on observe,

FIG. 236. — Formation des chromoplastes dans le fruit d'*Asparagus officinalis*. — 1, chondriocontes élaborant de l'amidon. — 2, résorption de l'amidon et formation de renflements sur le trajet des plastes. — 3, les plastes pourvus de renflements vésiculeux forment, sur le bord de ceux-ci, des grains de carotène. — 4, les renflements formés aux dépens des chondriocontes se séparent et deviennent de petits plastes ronds et vésiculeux contenant de gros grains de carotène. — 5, cellule de l'épicarpe d'un fruit mûr avec ses chromoplastes et ses chondriosomes (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

dans les fleurs très jeunes, des chondriocontes qui élaborent de l'amidon composé (fig. 238, *1*) ; puis on voit apparaître, sur le trajet de ces éléments, d'abord de petits grains d'un pigment rouge du type du carotène, puis une ou plusieurs longues aiguilles cristallines de ce même pigment (fig. 238, *2*). A ce moment, les grains d'amidon se résorbent et les chondriocontes se dilatent et se déforment sous l'influence des cristaux de pigment : ceux-ci, localisés à leur périphérie, leur donnent des aspects de fuseaux (fig. 238, *3*, *4*). Les épidermes des fleurs de *Lilium croceum* nous montrent un exemple analogue (fig. 239).

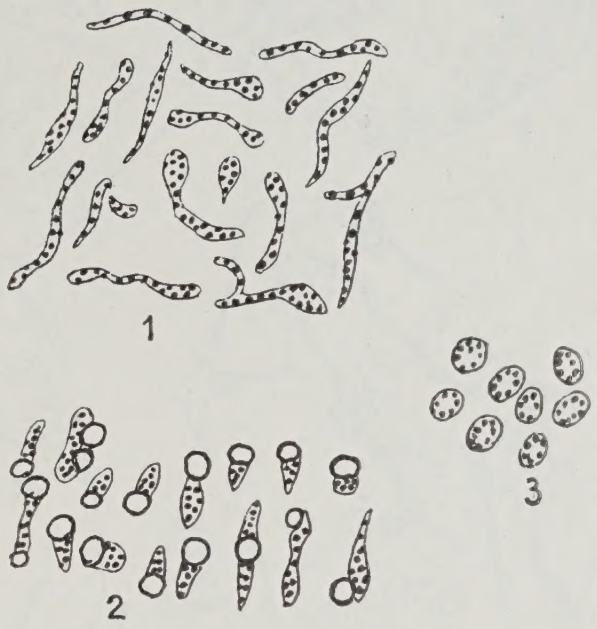


FIG. 237. — Stades successifs de la formation des chromoplastes dans l'épiderme des pétales de *Lilium Pomponium* (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

Dans d'autres cas, comme dans l'épiderme des sépales et des pétales de certaines variétés de Glaïeul à pigment jaune, on voit se produire deux pigments : un pigment xanthophyllien diffus et un pigment rouge à l'état de cristaux. Les leucoplastes,en forme de chondriocontes minces et allongés (fig. 240, *1*), produisent de petits grains d'amidon et s'imprègnent d'un pigment jaune diffus, en même temps qu'ils modifient leur aspect, s'épaississent et prennent des formes de courts bâtonnets, de filaments pourvus de renflements ou de petits corpuscules arrondis (fig. 240, *3*, *4*, *5*). Ce n'est qu'à ce moment qu'on voit apparaître, dans ces chromoplastes, une ou plusieurs minces aiguilles cristallines qui leur donnent des aspects de fuseaux ou de triangles, d'allure vaguement cristalline (fig. 240, *6*). Dans d'autres variétés de Glaïeul à pigment jaune orangé, ce pigment apparaît sous forme de nombreuses aiguilles cristallines qui se déposent sur la périphérie des chromoplastes et leur donnent des formes régulières de gros fuseaux (fig. 240, *7*).

Des formes semblables apparaissent dans les cellules épidermiques des sépales et des pétales des fleurs de la Courge (fig. 241) et d'*Amaryllis lutea* (fig. 242) ; mais, ici, les leucoplastes en forme de chondriocontes produisent d'abord une chlorophylle diffuse qui ne tarde pas à disparaître et ce n'est qu'après la disparition de celle-ci qu'on voit se former, dans ces éléments, les cristaux d'un pigment orangé dont la présence détermine la transformation des chondriocontes en fuseaux.

Dans les cellules de l'épicarpe de Bryone dioïque, les chromoplastes affectent la même forme de fuseaux, occasionnée par la présence, dans leur intérieur, d'aiguilles cristallines d'un pigment orangé ; mais, ici, ces éléments dérivent de leucoplastes en forme de corpuscules arrondis, assez gros, et non

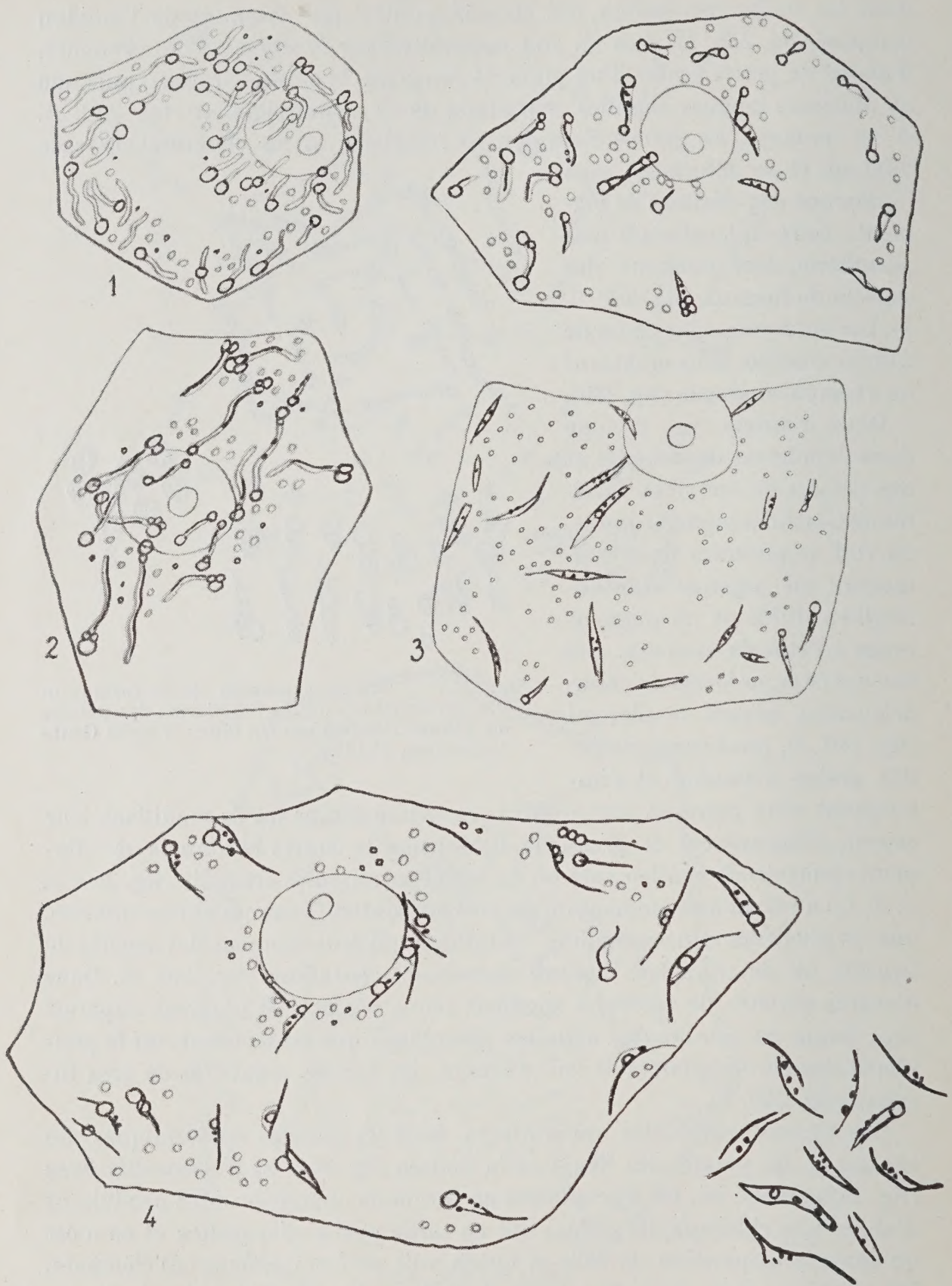


FIG. 238. — Formation des chromoplastes dans les pétales de *Clivia*. — 1, cellule épidermique d'un pétale très jeune de *Clivia nobilis* : les chondriocontes élaborent de l'amidon. — 2, *id.*, à un stade plus avancé : les grains d'amidon sont en voie de résorption, tandis qu'apparaît, dans les chondriocontes, un pigment carotinien sous forme de petits grains et de longues aiguilles. — 3, *id.*, dans une fleur ouverte. — 4, *id.*, dans une fleur ouverte de *Clivia cyrtanthiflora* (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

de chondriocontes. Ces corpuscules s'allongent et prennent peu à peu la forme de fuseaux pendant la production des cristaux de pigment. Dans l'épicarpe des fruits de *Solanum Dulcamara* et *S. lycopersicum* (fig. 243), les chromoplastes dérivent aussi de leucoplastes en forme de corpuscules arrondis et

Fig. 239. — Formation des chromoplastes dans les cellules épidermiques des fleurs de *Lilium croceum*. — 1, stade jeune, avant la pigmentation. — 2, les chondriocontes élaborent de l'amidon. — 3, l'amidon se résorbe pendant qu'apparaît une aiguille cristalline de carotène. — 4, chromoplastes d'une cellule adulte (*in vivo* ; d'après Guilliermond, 1919).

assez gros ; ceux-ci verdissent d'abord très légèrement ; puis, après résorption de leur chlorophylle, ils forment un pigment rouge, correspondant au lycopène, qui se dépose en leur sein sous forme d'aiguilles cristallines. Dans le *Solanum dulcamara*, chaque plaste ne produit qu'un seul cristal : celui-ci

traverse le chromoplaste, qui reste sphérique, et le dépasse légèrement à ses deux extrémités. Dans *Solanum lycopersicum*, au contraire, chaque plaste forme plusieurs cristaux allongés, disposés en faisceaux ou entrecroisés (fig. 243): ceux-ci déterminent l'allongement du chromoplaste qui prend généralement des aspects plus ou moins fusiformes.

Dans la racine de Carotte, le carotène apparaît également sous forme de cristaux. Avant le rougissement de la racine, les cellules renferment de leucoplastes en forme de chondriocontes : ceux-ci produisent des grains

FIG. 240. — Formation des chromoplastes dans l'épiderme des pétales du Glaïeul. — 1, cellule jeune avec plastes à l'état de chondriocontes. — 2, cellule d'un pétale de la fleur ouverte, dans la même variété de Glaïeul : les chondriocontes sont transformés en chromoplastes renfermant des cristaux de carotène et des gouttelettes lipoïdiques. — 3 à 6, stades successifs de la formation des chromoplastes dans le même épiderme. — 7, cellule épidermique d'un pétale d'une variété de Glaïeul à fleurs jaune orangé : les chromoplastes présentent un aspect de fuseaux, dû à la présence dans leur intérieur d'aiguilles cristallines de carotène (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

d'amidon composés dans de petits renflements formés sur divers points de leur trajet. Chacun de ces renflements s'isole bientôt par résorption des parties effilées qui les réunissaient. Ensuite, dans chacun des corpuscules résultant de la séparation de ces renflements, on voit apparaître un cristal, de carotène, sous forme d'aiguille, de table triangulaire ou de ruban spiralé (fig. 244), tandis que l'amidon se résorbe peu à peu. Le plaste prend alors la orme du cristal pigmentaire ; puis, lorsque ce cristal est entièrement développé, la paroi mitochondriale se résorbe et le cristal se trouve mis en liberté

dans le cytoplasme. Nous avons encore ici un exemple de plastes qui s'épuisent pendant leur activité.

Ainsi, pour résumer, on voit que, selon le type de cellules où ils se forment (épidermes ou parenchymes), les chromoplastes peuvent provenir de la métamorphose des chloroplastes ou dériver directement de leucoplastes. Dans le premier cas, ils se présentent sous forme de gros corps arrondis, de même dimension et de même forme que les chloroplastes dont

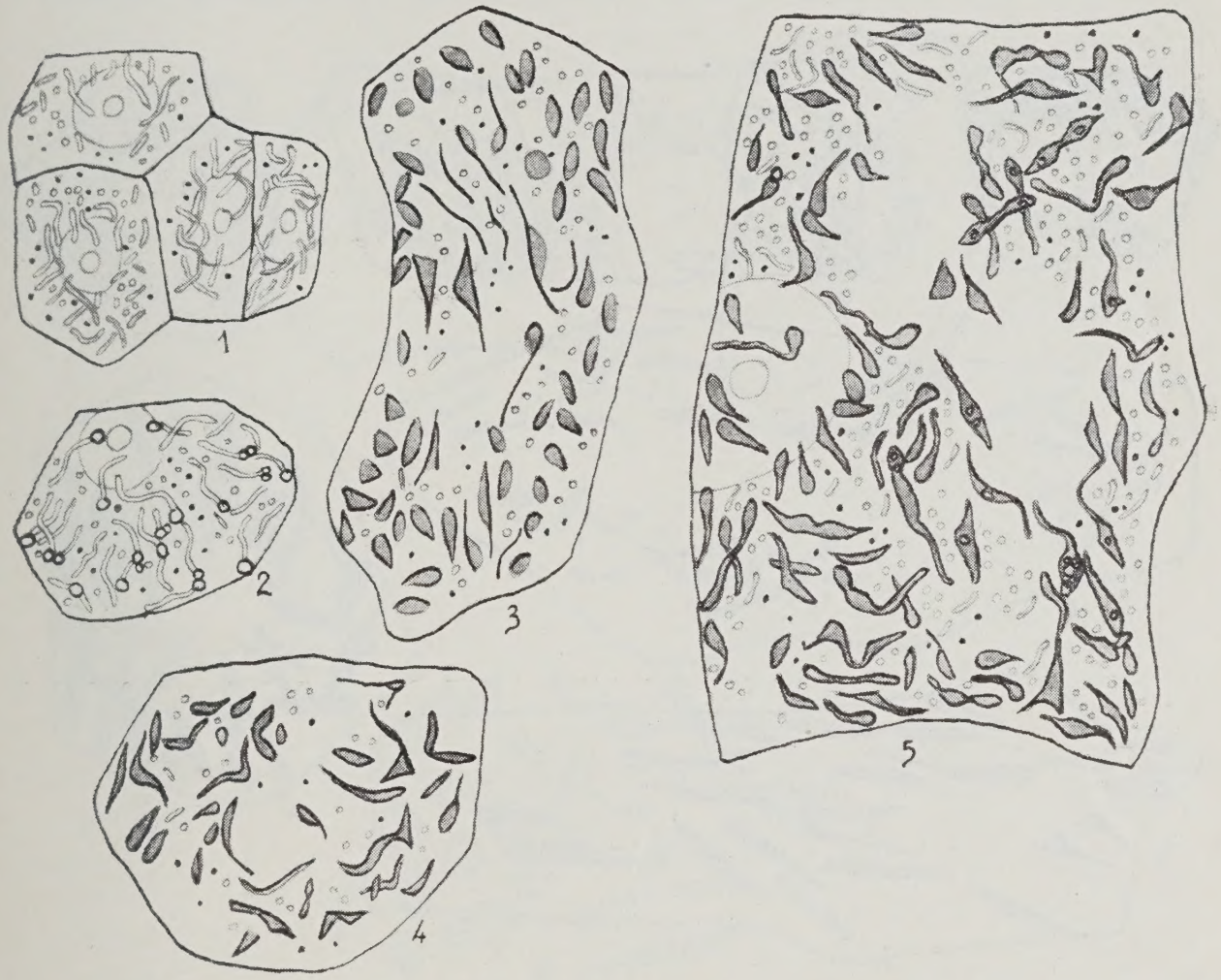


FIG. 241. — Formation des chromoplastes dans l'épiderme de la corolle de Courge. — 1 et 2, cellules épidermiques, d'une corolle très jeune. — 3, cellule d'une corolle moins jeune : les chromoplastes sont formés et contiennent du carotène à l'état de cristaux aciculaires; certains de ceux-ci sont détachés du chondriosome générateur. — 4, 5, autres aspects du même stade (*in vivo*; d'après GUILLIERMOND, 1919).

ils dérivent, ou prennent des formes spéciales dues à la cristallisation du pigment dans leur intérieur.

Dans le second cas, ils sont tantôt réduits à l'état de chondriocontes, tantôt représentés par de gros corps dérivés, le plus souvent, de chondriocontes et, dans beaucoup de cas, on trouve tous les intermédiaires entre les chondriocontes et les gros corps provenant de la différenciation de ceux-ci.

Le pigment peut apparaître, dans le chromoplaste, soit à l'état diffus ou confusément granuleux, c'est-à-dire sous forme de nombreuses et très

fines granulations à la limite de la visibilité, soit à l'état de grains relativement gros et bien distincts, ou de petits cristaux. Les pigments jaunes du groupe de la xanthophylle sont toujours à l'état diffus ou confusément granuleux : il semble que, dans certains cas, ils soient dissous dans de nombreuses et fines gouttelettes lipoïdiques contenues dans les chromoplastes, comme dans la fleur de Tulipe ; mais, dans beaucoup d'autres cas, ils paraissent diffus dans le substratum du plaste lui-même et sont peut être combinés avec le substratum lipoprotéique du plaste. Les pigments du groupe du caro-

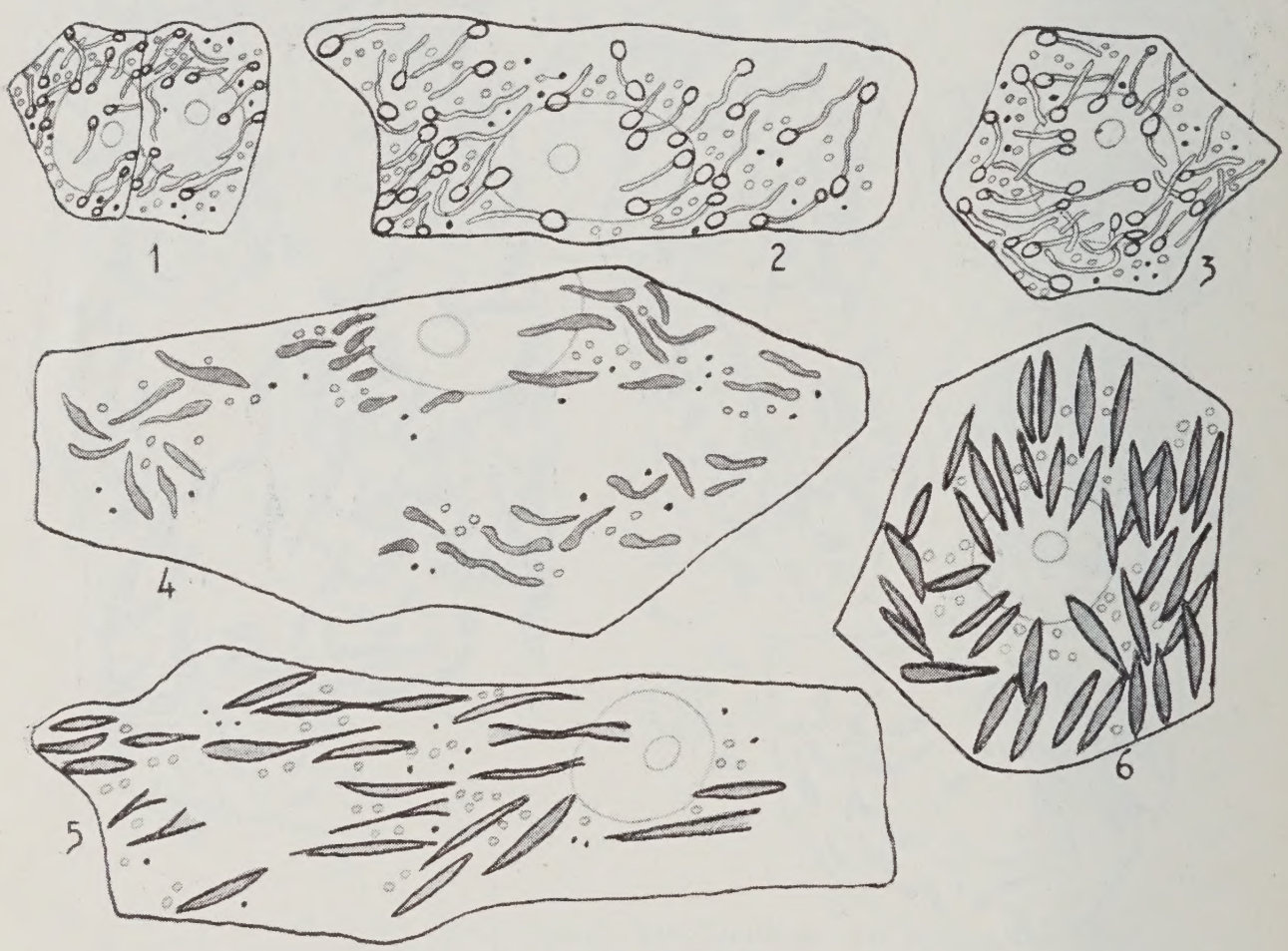


FIG. 242. — Formation des chromoplastes dans l'épiderme de la fleur d'*Amaryllis lutea*. — 1 à 3, cellules épidermiques d'un très jeune pétale d'*Amaryllis lutea*. — 4, *id.*, à un stade plus avancé : les chondriocontes se transforment en chromoplastes. — 5 et 6, *id.*, dans une fleur ouverte : chromoplastes en fuseau, avec cristaux en aiguille de carotène (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

tène, de même que le lycopène et la rhodoxanthine, existent toujours à l'état de grains bien distincts ou de cristaux. Lorsque les chromoplastes renferment des pigments cristallins, ils épousent la forme des cristaux, ce qui modifie leur aspect et leur donne des allures cristallines (fuseaux, triangles, etc.).

Dans presque tous les cas où les chromoplastes dérivent directement de leucoplastes, on constate l'apparition, dans ceux-ci, de grains d'amidon, apparition qui, généralement, précède celle du pigment ou, parfois, l'accompagne. L'amidon se résorbe toujours lorsque le pigment est entièrement formé.

Dans quelques cas, l'apparition du pigment dans le plaste est précédée de la formation d'une chlorophylle très pâle et transitoire, qui disparaît au moment de la formation du pigment, mais dans la plupart des cas, les pigments se forment directement dans les leucoplastes sans qu'il y ait aucune production de chlorophylle. Ce fait ne cadre donc pas avec l'hypothèse de LUBIMENKO qui considère les pigments carotinoïdes comme dérivés de la chlorophylle. Cependant, il est toujours possible d'admettre l'existence,

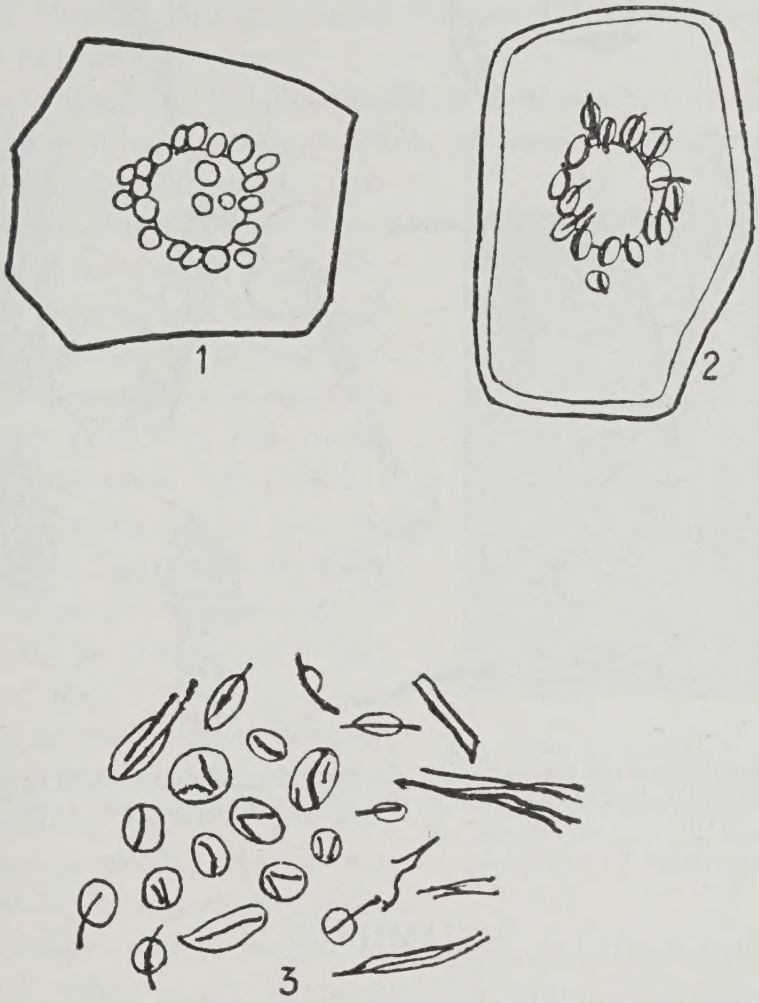


FIG. 243. — 1 et 2, stades successifs de la formation des chromoplastes dans l'épicarpe du fruit de *Solanum Dulcamara*. — 3, chromoplastes d'un fruit mûr de *Solanum lycopersicum* (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

dans le leucoplaste dont dérive le chromoplaste, de protochlorophylle qui ne serait pas décelable au microscope.

Le rôle des pigments carotinoïdes n'est absolument pas connu. Beaucoup d'hypothèses ont été proposées à ce sujet, mais aucune n'a pu être vérifiée. Leur propriété d'être oxydés très facilement par l'oxygène de l'air a fait supposer à PALLADINE qu'ils joueraient un rôle dans la respiration : l'oxygène se fixerait d'abord sur ces pigments, par l'intermédiaire d'une oxydase, puis serait cédé par ceux-ci aux sucres et graisses au moyen de réductases.

FIG. 244. — Chromoplastes de la racine de Carotte : chacun d'eux a élaboré une tablette ou une aiguille de carotène et des grains d'amidon (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

L'AMIDON

Caractères morphologiques et physiques des grains d'amidon.

L'amidon est le glucide le plus répandu chez les Végétaux chlorophylliens ; on le rencontre en plus ou moins grande quantité dans presque toutes les Phanérogames et il ne fait défaut que dans certaines Algues (Cyanophycées, Phéophycées et Rhodophycées). Dans les Phanérogames, on peut le trouver dans toutes les cellules, mais il est plus particulièrement abondant dans les tissus de réserve (albumen et cotylédons, tubercules et rhizomes, etc.).

L'amidon se présente au microscope sous forme de corpuscules solides, réfringents, d'aspects très variés : sphériques, ovoïdes, triangulaires, lenticulaires, polyédriques, parfois allongés en bâtonnets dont le volume varie de moins de 1 μ à 170 μ. Examiné à un fort grossissement, le grain d'amidon, quand il a acquis un certain volume, montre un point central ou excen-

trique, nommé *hile*, marqué par une petite dépression de forme variable, caractéristique de chaque sorte d'amidon, et qui peut être, selon les cas, rond, étoilé ou linéaire. Autour de ce hile, se trouvent une série de couches alternativement brillantes et dures, et ternes et molles, rapprochées dans les régions de croissance rapide, qui représentent des couches amylacées successives, emboîtées les unes dans les autres. Les grains d'amidon présentent donc une structure stratifiée. Ces couches sont plus ou moins marquées suivant les espèces; elles sont, par exemple, très apparentes dans les grains d'amidon de la Pomme de terre ou du rhizome de *Canna*, beaucoup moins dans ceux des Céréales

Si l'on traite le grain par l'alcool absolu, il perd son hile et ses zones concentriques et devient tout entier brillant. Le traitement par une solution étendue de potasse fait disparaître également le hile et les zônes concentriques et donne au grain un aspect homogène et terne. Le hile semble constituer la partie la plus hydratée du grain et les zones alternativement brillantes et sombres correspondent à des zones d'hydratation différente, les couches sombres étant plus hydratées que les couches brillantes, ce qui explique l'action de l'alcool qui déshydrate le grain et celle de la potasse qui l'hydrate.

Fig. 245. — Grains d'amidon du tubercule de Pomme de terre observés au microscope polarisant, entre nicols croisés ; à droite, un grain composé (d'après Molisch, 1921).

La présence de ces couches concentriques indique vraisemblablement que tout grain d'amidon grossit d'une manière discontinue, avec des alternatives d'accroissement et de repos. On ignore d'ailleurs, les causes de cette croissance rythmique. On sait seulement qu'un certain rapport existe entre la netteté des strates et la présence dans le grain de certains métaux, rapport sur lequel on reviendra plus loin. Le grain d'amidon possède, en outre, une structure radiaire : il présente des lignes rayonnant à partir du hile, beaucoup plus difficiles à distinguer que les couches concentriques et visibles surtout pendant l'hydrolyse du grain. Les imprégnations argentiques font apparaître très distinctement cette structure radiaire en déterminant un dépôt d'argent entre les lignes rayonnantes qui semblent occupées par un espace vide (Guilliermond).

Le grain d'amidon, observé en lumière polarisée, apparaît fortement biréfringent et montre le phénomène de la croix noire (fig. 245). L'existence, dans le grain d'amidon, de couches concentriques et radiaires, permet de considérer celui-ci comme constitué de minuscules cristaux prismatiques disposés perpendiculairement à la surface de chaque couche et rayonnant autour du hile, ce qui explique les propriétés optiques des grains d'amidon en lumière polarisée. On peut donc considérer les grains d'amidon, avec Arthur Meyer,

comme des sphérocristaux. Cependant, en appliquant à l'étude de l'amidon la méthode des rayons X, Sponsler a cru pouvoir affirmer que, bien que possédant une orientation régulière de ses molécules, les grains d'amidon n'ont pas une uniformité physique suffisante pour leur assigner des axes cristallographiques.

La position du hile varie selon les types de grains d'amidon : il peut occuper le centre du grain et être entouré de zones concentriques régulièrement disposées ; le grain offre alors une *structure concentrique*. Plus fréquemment, le hile se trouve placé près de l'un des pôles du grain et les couches concentriques qui l'entourent sont d'autant plus minces que plus rapprochées

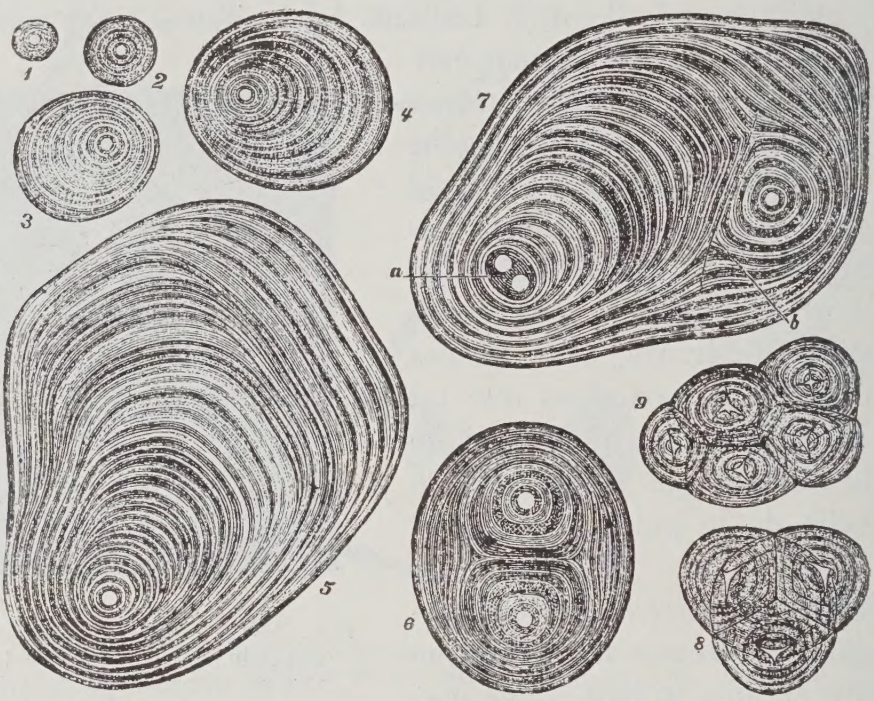


Fig. 246. — De 1 à 5 : grains d'amidon *simples*, de taille croissante, du tubercule de Pomme de terre ; les grains les plus jeunes et les plus petits présentent une structure *concentrique*, les grains plus âgés une structure *excentrique*. — 6 et 7 : grains d'amidon *semi-composés* du tubercule de Pomme de terre. — 8, grain composé de *Smilax aspera* (Salsepareille). — 9, grain composé du rhizome d'*Arum maculatum* (d'après Belzung, 1900).

de la région du hile : ce qui indique une croissance plus rapide sur le côté opposé au hile : le grain d'amidon présente alors une structure *excentrique* (fig. 246, *1* à *5*).

Le grain d'amidon peut être formé de la réunion d'un plus ou moins grand nombre de petits grains soudés les uns aux autres et possédant chacun un hile entouré de zones concentriques. Les grains ainsi constitués sont désignés sous le nom de *grains composés* (fig. 246, *8* et *9*), par opposition aux grains d'*amidon simples* formés d'un seul grain (fig. 246, *1* à *5*).

Enfin, on rencontre parfois, notamment dans le tubercule de Pomme de terre, des grains d'amidon constitués par deux ou trois grains présentant chacun un hile et des zones concentriques propres, mais qui sont réunis les uns aux autres, à la périphérie, par des zones concentriques communes

(fig. 246, *6* et *7*). Ce sont des *grains semi-composés* qui, formés d'abord séparément dans un même plaste se sont ultérieurement, réunis par des zones concentriques communes en un seul grain. Les grains d'amidon ont, d'ailleurs, des formes extrêmement variables, selon les espèces, et ces différences morphologiques sont accompagnées de différences dans leurs propriétés physiques et chimiques (Cf. p. 13).

Les grains d'amidon s'accroissent par apposition et non par intussusception, comme on l'avait cru autrefois : le hile constitue donc la partie la plus ancienne du grain et les zones concentriques représentent des zones formées par apposition autour du hile et dont les plus externes sont, par conséquent, celles qui se sont formées en dernier lieu. Cette croissance par apposition est rendue vraisemblable par la structure stratifiée du grain d'amidon. Il est facile de le démontrer par l'observation du développement des grains d'amidon dans les cellules des cotylédons de Légumineuses (Haricot, Pois, etc...). Dans les cotylédons des graines en voie de formation, les grains d'amidon subissent une dissolution partielle pour alimenter leur croissance ; cette dissolution se manifeste par leur surface plus ou moins profondément corrodée. Quand la graine approche de la maturité et que la croissance se ralentit ou cesse, l'hydrolyse de l'amidon s'arrête et l'on voit de nouvelles couches d'amidon se déposer autour de la surface corrodée des grains, qui subissent ainsi une nouvelle croissance : celle-ci se fait manifestement par apposition.

Composition chimique de l'amidon

Du point de vue chimique, l'amidon n'est pas une substance nettement définie; il n'a même pas une structure chimique homogène. C'est un complexe constitué par l'association de plusieurs substances différentes.

Tous les chimistes s'accordent pour attribuer à l'amidon la formule brute $(C^6\ H^{10}\ O^5)^n$, *n* représentant sans doute un nombre assez élevé, mais dont on ne connaît pas avec certitude l'ordre de grandeur. Cette formule exprime que l'amidon est un holoside se décomposant, à l'hydrolyse, en un nombre indéterminé de molécules de glucose ; mais elle ne rend compte, en aucune manière, de la structure chimique de la matière amylacée et n'indique même pas tous les corps simples que l'on rencontre dans celle-ci. L'amidon n'est pas, en effet, constitué exclusivement de matériaux organiques ; il laisse, à la combustion, un faible résidu de cendres (0,27 % pour l'amidon de Pomme de terre), constituées surtout de phosphates de potassium ou de calcium. Dans le cadre de cette définition tout à fait générale, l'amidon présente vraisemblablement, du point de vue chimique, d'infinies variations ; et divers indices, notamment la diversité, peut-être même la *spécificité* de leurs formes (Cf. fig. 256) et de leurs caractères physico-chimiques (Cf. p. 13) permettent de penser qu'il n'existe pas un amidon, mais *des amidons* presque aussi nombreux que les espèces végétales qui les fabriquent.

Il n'est pas possible de résumer ici tous les travaux d'ordre strictement

chimique poursuivis sur l'amidon, ni même les théories diverses proposées pour rendre compte de la structure chimique de la matière amylacée ; aucune de ces théories ne s'impose, d'ailleurs, de préférence aux autres et le lecteur désireux de se documenter sur ces problèmes dont a déjà été souligné la complexité (cf. p. 456) les trouvera discutés, avec tous les développements désirables dans les ouvrages récents de KARRER ou de WALTON. On ne fera, ici, qu'exposer quelques faits, très importants du point de vue cytologique, concernant les divers produits que l'analyse immédiate permet d'extraire de la matière amylacée, l'agencement de ces produits au sein de grains d'amidon, enfin la coloration de ceux-ci par les réactifs iodés.

On sait, depuis les travaux classiques de MAQUENNE, ROUX, Mme GATIN-GRUZEWSKA, SAMEC, qu'il est possible d'extraire des grains d'amidon, par des moyens purement physiques, c'est-à-dire par l'analyse immédiate, deux matières différentes. Lorsqu'on traite, en effet, l'amidon par l'eau chaude, aux environs de 70°, les grains se gonflent, se désagrègent, et l'on obtient finalement un liquide très visqueux appelé *empois* (Cf. p. 13) ; or, cet empois comprend deux éléments distincts et séparables : d'une part, une matière mucilagineuse, à laquelle il doit son extrême viscosité, matière que retiennent les filtres et qui paraît être constituée par une série d'enveloppes emboîtées et gonflées ; elle est colorable en rouge violacé par l'iode et on lui réserve le nom d'*amylopectine* ; d'autre part, une matière formant avec l'eau une solution fluide, restant dissoute, pendant un temps variable, après refroidissement, puis pouvant précipiter, au bout de plusieurs jours, sous forme d'une poudre blanche (*rétrogradation* de l'empois), soluble, d'ailleurs, au moins partiellement, à froid ; elle est colorable en bleu pur par l'iode et on lui réserve le nom d'*amylose*.

L'amylose, ou plutôt *les amyloses*, car il en existe sans doute autant que d'amidons, sont des matières strictement organiques, répondant à la formule $(C^6 H^{10} O^5)^n$, formule brute n'exprimant rien quant à la structure chimique de ces corps. On admet, parfois, qu'un grain d'amidon contiendrait un grand nombre d'amyloses différant par leur degré de polymérisation et que les molécules d'amylose seraient de plus en plus grosses à mesure qu'on s'éloignerait du hile. En allant du hile à la surface du grain d'amidon, on rencontrerait donc des amyloses à molécules de plus en plus grosses, passant progressivement aux amylopectines dont la grosseur moléculaire serait supérieure à celle des amyloses. Il existerait dans l'amidon une amylose élémentaire, résultant de la soudure de trois molécules de maltose, et cette amylose élémentaire pourrait à son tour se polymériser pour former les nombreuses sortes d'amyloses qui constituent le grain d'amidon.

Quant aux amylopectines, on les considère depuis les travaux de SAMEC et de LYNST ZWIKKER comme résultant de la combinaison d'holosides fortement polymérisés et d'acide phosphorique. Il se formerait ainsi des éthers phosphoriques acides d'holosides ou acides amylophosriques qui seraient ensuite salifiés par du potassium ou du calcium et se transformeraient en amylophosphates de calcium (Céréales), de potassium

(Pomme de terre), de calcium et de potassium (la plupart des amidons). Dans certains cas, les amylopectines renfermeraient aussi de *la silice* et l'on a expliqué la résistance de certaines parties des grains d'amidon à l'action de l'amylase, par la présence de cette substance (MALFITANO et CATARE).

D'après une hypothèse de LYNST ZWIKKER, la substance sécrétée par le plaste serait une solution concentrée d'amylose et d'acide amylophosphorique. Quand le plaste, après avoir sécrété une certaine quantité de cette matière, suspendrait son activité — suspension que rend vraisemblable la structure stratifiée — les substances susceptibles d'abaisser la tension superficielle s'accumuleraient à la surface du grain d'amidon en voie de formation ; or les amylophosphates présenteraient précisément cette propriété, plus accusée, d'une manière générale, pour les sels de potassium que pour ceux de calcium ; d'où accumulation, à chaque période d'arrêt dans la croissance du grain, des amylophosphates à sa surface. L'amylophosphate de potassium formerait une couche superficielle plus dense que l'amylophosphate de calcium ; l'existence de ces pellicules d'amylophosphates expliquerait donc les couches plus ou moins visibles dans les grains d'amidon, c'est-à-dire la séparation plus ou moins accusée des strates amylacées ; ces couches sont, en effet, très marquées dans les grains renfermant du potassium (type Pomme de terre), peu accentuées dans les grains ne contenant que du calcium (type Céréales). Cette hypothèse paraît également en accord avec le fait que l'amylopectine se présente, dans l'empois, à l'état d'enveloppes concentriques emboîtées. Elle n'est cependant pas admise unanimement et certains biologistes estiment, conformément à une théorie déjà esquissée plus haut, que, dans les grains d'amidon, les amyloses seraient localisées à l'intérieur, les amylopectines à la périphérie. Cette diversité d'interprétations souligne bien la complexité du problème.

Quoi qu'il en soit de ces hypothèses, il paraît certain — et sur ce point l'accord est fait — que la partie minérale de l'amylopectine, malgré la très faible proportion dans laquelle elle existe, tiendrait un rôle très important dans la constitution des grains amylacés ; c'est de la présence d'acide phosphorique que dépendrait, notamment, d'après SAMEC et MAYER, la gélification de l'amylopectine, c'est-à-dire le caractère mucilagineux des empois « et les différences d'une amylopectine à l'autre, suivant l'origine du produit, seraient en relation avec la nature des cations qui saturent, ici ou là, l'acide phosphorique combiné » (H. COLIN).

Une propriété importante des grains d'amidon réside dans *leur comportement vis-à-vis des réactifs iodés* ; sous l'action de ceux-ci (eau iodée, solution d'iode en présence d'iodures), l'amidon est coloré en bleu, en violet ou en brun rougeâtre. Cette réaction est d'une extrême sensibilité, mais son mécanisme est encore mal connu. MYLIUS a montré que le composé coloré ne se forme qu'en présence d'acide iodhydrique libre ou, pourvu que le milieu soit acide, en présence d'un iodure soluble (il se forme alors des traces d'acide iodhydrique) ; de fait, une dissolution d'iode rigoureusement exempte

d'acide iodhydrique confère à l'amidon une teinte jaune pâle ; mais celui-ci se colore immédiatement en bleu vif si l'on introduit dans la solution, directement ou par le moyen d'iodures, une trace d'acide iodhydrique ; l'amidon iodé jaune se comporte donc comme un réactif très sensible de ces substances. La coloration de l'amidon par l'iode disparaît à chaud et reparaît après refroidissement. Deux problèmes principaux se posent à propos de cette réaction ; le premier est celui de la nature, physique ou chimique, de celle-ci ; le deuxième, qui intéresse plus spécialement les cytologistes, est celui de la signification des diverses teintes que peuvent conférer à l'amidon les réactifs iodés.

La coloration de l'amidon par l'iode est-elle un phénomène chimique, traduisant une combinaison des deux corps sous forme d'un *iodure d'amidon*, ou un *phénomène physique*, d'ordre colloïdal, consistant exclusivement en une sorte de *teinture* de l'amidon par l'iode ? On trouvera dans l'ouvrage de Karrer une discussion complète de ces questions. Il suffira d'indiquer ici les arguments qui incitent à admettre actuellement que la coloration de l'amidon par l'iode *est un phénomène physique*. Tout d'abord, la liaison de l'iode et de l'amidon ne répond pas, comme le font les combinaisons chimiques, à la loi des proportions définies, mais elle a lieu *suivant les lois de l'adsorption*. Les solutions aqueuses d'iode, dans lesquelles le métalloïde paraît exister à l'état colloïdal, sont seules susceptibles de conférer à l'amidon, en milieu aqueux, la teinte bleue; quand l'état physique de l'amidon ou de l'iode est différent, par exemple en présence d'un excès d'alcool, de benzène, de xylol ou de chloroforme, les caractères de coloration sont également différents : l'amidon est alors teint en acajou ou en brun.Les expériences de Harrison sont à ce point de vue, très caractéristiques : quand une suspension d'amidon dans l'alcool est mêlée à une solution alcoolique d'iode, le mélange se colore en jaune ; si l'on ajoute de l'eau, la teinte vire au rouge, puis au violet, enfin, au bleu; en ajoutant de l'alcool à une solution déjà bleuie, on provoque des virages en sens inverse. De même, Reilhes a observé que des grains d'amidon, colorés en bleu par l'iode, deviennent acajou lorsqu'on les traite par l'alcool, le xylol ou le benzène, et il estime qu'il ne faut pas chercher ailleurs la cause de la teinte jaune brun présentée constamment par l'amidon dans les coupes minces déshydratées et éclaircies par ces agents. Enfin, Karrer signale encore un indice permettant de penser que ces colorations traduisent un phénomène physique, d'ordre colloïdal : certaines dextrines à très petite molécule ne réagissent pas à l'iode lorsqu'elles sont dissoutes, mais se colorent en bleu lorsqu'elles sont précipitées, sans doute à l'état de gros agrégats moléculaires.

Tous ces faits doivent être pris en considération lorsqu'il s'agit d'interpréter les diverses teintes que peuvent conférer à l'amidon, dans les cellules, les réactifs iodés. On a souvent admis, comme Maige l'a fait encore dans ses récentes recherches sur l'amylogenèse, qu'aux différentes teintes conférées aux grains d'amidon par les réactifs iodés, correspondaient des degrés différents dans la polymérisation de la matière amylacée : les grains d'amidon bleuis caractériseraient la matière amylacée à son état le plus con-

densé ; les teintes violette, rouge, jaune, signaleraient des dextrines de moins en moins condensées (amylodextrines, érythrodextrines, etc...) ; on conçoit toutes les déductions d'ordre physiologique auxquelles on pourrait être ainsi conduit. Cette manière de voir est appuyée par le fait que, pendant l'amylolyse, le liquide provenant de la liquéfaction de l'amidon est successivement coloré par les réactifs iodés, à mesure que s'accentue la dégradation des molécules osidiques, en rouge, puis en brun.

Mais les produits présentant ces réactions sont alors des dextrines dissoutes, et non des grains insolubles. Or, tous les faits précédemment relatés soulignent l'importance de l'*état physique* des corps en présence dans la réalisation des caractères de la réaction. D'autre part, on sait que certaines dextrines à molécules très petites, très peu polymérisées, par conséquent, (*polyamyloses* de SCHARDINGER), sont teintes en bleu par l'iode. Enfin, à tous ces faits incitant à douter de la signification chimique des colorations par les réactifs iodés, REILHES a ajouté des preuves directes : il a montré que ces réactifs teignent l'amidon d'une manière qui diffère avec leur composition ; les liquides iodo-iodurés concentrés colorent tous les amidons en brun rouge ; plus dilués, ils lui donnent une teinte violacée. L'eau iodée saturée, dont la composition ne varie jamais, donne, seule, des résultats constants : elle colore régulièrement les amidons en bleu, et son emploi méthodique n'a pas permis de retrouver les diversités de teintes auxquelles on avait attribué les significations chimique et physiologique indiquées plus haut ; il n'est donc pas possible, par cette technique cytologique, de mettre en évidence des dextrines dans les cellules végétales, et cette conclusion rejoint,à ce point de vue, celles des recherches de H. COLIN, AUGEM, BELVAL, FRANQUET, DE CUGNAC, qui, par des analyses chimiques, n'ont jamais pu, chez les Végétaux les plus divers, déceler de produits intermédiaires entre l'amidon et le glucose (Cf. p. 561).

Dans certains cas particuliers, toutefois, des grains paraissant répondre à la définition des grains d'amidon et naissant, notamment, comme ceux-ci, dans des plastes, sont colorés *en rouge* par l'eau iodée : tels sont les grains d'« amidon rouge » des tubes criblés des Dicotylédones, étudiés par BRIOSI, LECOMTE, REILHES et dont MANGENOT a précisé le mode de formation et les dispositions dans les tubes libériens. Les grains d'amidon de l'albumen de certains Riz *glutineux*, étudiés par REILHES, grains très altérables et dont le mode de formation est inconnu, sont également colorés en rouge par l'eau iodée. Des grains amylacés colorables en rouge existeraient encore, d'après TREUB, Arth. MEYER, RUSSOW, LUBLINEROWNA, dans certains organes (feuilles, tiges, et surtout graines) d'autres plantes ; mais ces observations devront être reprises, car REILHES a déjà démontré l'absence d'amidon « rouge » vrai, c'est-à-dire coloré ainsi par l'eau iodée, chez *Iris germanica*, où Arth. MEYER soutenait en avoir observé.

Enfin, il ne faut pas oublier que les colorations, quelles que soient leurs nuances, par les réactifs iodés, *ne sont pas spécifiques* des grains d'amidon. Des substances très différentes sont capables de donner lieu, en présence de l'iode, au même phénomène physique : telles sont, par exemple, les

amyloïdes et certaines hémicelluloses (Cf. p. 362), divers produits se formant au cours de l'hydrolyse de la chitine, les saponosides dissous dans les suc vacuolaire des Gypsophiles, des Saponaires et des Ornithogales (prétendu « amidon dissous » des anciens auteurs), la narcéine et de nombreux autres alcaloïdes, et même, enfin, divers sels minéraux (Czurda).

Origine de l'amidon

On sait depuis les travaux de Sachs et de Schmitz que l'amidon apparaissant dans les organes verts prend toujours naissance dans les chloroplastes. Nous avons vu, d'autre part, que les travaux de W. Schimper et A. Meyer ont montré, par des observations vitales, que l'amidon qui se forme dans les parties des plantes vertes dépourvues de chlorophylle, telles que les racines, ne naît pas dans le cytoplasme lui-même, mais dans l'intérieur des leucoplastes ou, parfois, des chromoplastes, fait contesté par quelques auteurs, puis démontré, d'une manière définitive, par les recherches effectuées à l'aide des méthodes mitochondriales, par Guilliermond.

Dans des expériences classiques, Sachs (1862) a prouvé que l'amidon, qui prend naissance dans les chloroplastes des feuilles, ne se forme pas à l'obscurité et doit être considéré comme le produit direct de la photosynthèse. Godlewski et Pfeffer montrèrent ensuite que la formation de cet amidon ne se produit pas à la lumière, lorsqu'il n'y a pas d'anhydride carbonique, et augmente lorsqu'on augmente la quantité de ce gaz. Aussi a-t-on admis que cet amidon se formerait, de toutes pièces, dans les chloroplastes des feuilles, à partir de l'anhydride carbonique de l'air et de l'eau, avec le concours de la chlorophylle et des radiations lumineuses, et Sachs a même cherché à mesurer l'intensité de l'assimilation du carbone par un procédé basé sur la quantité plus ou moins grande d'amidon formé dans une feuille, en un temps donné. Cet amidon aurait été ensuite hydrolysé, puis le glucose résultant de cette hydrolyse aurait été transporté dans les différentes parties de la plante, notamment dans les organes souterrains ; là, ce glucide, lorsqu'il se serait trouvé en excès, aurait pu être de nouveau condensé sous forme d'amidon.

En fait, dans la plupart des plantes, l'amidon est bien, dans les feuilles, en relation directe avec l'assimilation chlorophyllienne. Il s'accumule, pendant le jour, à la lumière, puis la nuit, en l'absence de lumière, il est hydrolysé et transformé en glucose : ce sucre circule dans la plante et peut se condenser de nouveau en amidon dans les leucoplastes des racines, lorsqu'il s'y accumule en trop grande quantité.

Mais, la formation de l'amidon dans les feuilles, en présence de la lumière, n'est pas un phénomène général et l'on connaît un certain nombre de plantes, surtout parmi les Monocotylédones (Graminées, Iridacées, Liliacées, etc.), chez lesquelles les feuilles ne produisent pas d'amidon ou n'en produisent qu'une quantité insignifiante (1). D'autre part, il a été prouvé, par de nom-

1. Dans les *Iris*, notamment, il ne se forme que de petits grains d'amidon localisés dans les cellules de l'épiderme et de la couche sous-épidermique des feuilles.

breuses expériences, qu'on peut obtenir la production d'amidon dans les chloroplastes des feuilles des plantes qui n'en forment pas normalement, ou dans ceux de plantes placées à l'obscurité, à condition de faire absorber à celles-ci des solutions suffisamment concentrées de glucose ou d'un autre sucre (Böhm, Arthur Meyer, William Schimper, Laurent, etc.). W. Schimper est même parvenu à obtenir la formation d'amidon dans les feuilles d'*Iris germanica*, qui n'en produisent pas normalement, en les plaçant à la lumière, dans une atmosphère très riche en anhydride carbonique, de manière à augmenter l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne. Il résulte donc de ces expériences que l'amidon ne peut pas être considéré comme le premier glucide provenant de la photosynthèse. L'amidon résulte d'une condensation de sucres plus simples, qui ne se produit que lorsque ceux-ci s'accumulent en grande quantité dans les cellules. C'est ce qui se produit le jour dans les feuilles de la plupart des plantes et, s'il y a des feuilles de plantes, telles que l'*Iris germanica*, dans lesquelles les chloroplastes ne forment pas d'amidon, c'est que, dans celles-ci, les sucres formés par la photosynthèse n'atteignent pas une concentration suffisante. Nous avons vu, d'ailleurs, que certaines considérations théoriques laissent penser que les chloroplastes n'interviennent pas à eux seuls dans la photosynthèse. Aussi a-t-on dû abandonner l'idée qui faisait de l'amidon le produit direct de la photosynthèse et le premier glucide résultant de ce phénomène.

On ignore encore quel est le premier glucide qui se forme au cours de la photosynthèse. Certaines expériences de Brown et Morris, Parkine, A. Davis, Maige ont conduit à penser que ce serait le saccharose et que tous les autres glucides que l'on rencontre dans les cellules des Végétaux verts ne seraient que des produits indirects de la photosynthèse, dérivant du saccharose par isomérisation ou polymérisation ; telle est aussi la conclusion de l'Ecole de Colin, dont les travaux ont montré que les feuilles, pourvues ou dépourvues d'amidon, des Angiospermes les plus diverses, contiennent du saccharose. Cependant, d'autres physiologistes, tels que Weevers et Priestley, supposent, au contraire, que ce serait un ose (glucose ou fructose).

Quoi qu'il en soit, tous les physiologistes sont d'accord pour admettre actuellement que l'amidon n'est qu'un produit indirect de la photosynthèse et qui résulte de la condensation de sucres à petits molécules lorsque ceux-ci se trouvent à une certaine concentration dans les cellules. Ils sont alors condensés en amidon dans l'intérieur des plastes. La chlorophylle n'intervient donc qu'indirectement dans ce phénomène, en fournissant des sucres à petites molécules. Par conséquent, tous les plastes, qu'ils renferment de la chlorophylle, ou qu'ils soient à l'état de leucoplastes, jouent le même rôle dans la formation de l'amidon, rôle limité à une condensation.

L'amylogenèse doit donc s'opérer de la même manière, partout, aussi bien dans les cellules vertes que dans les cellules dépourvues de chlorophylle et toutes les catégories des plastes, leucoplastes, chloroplastes, chromoplastes ont le même rôle dans ce phénomène, *rôle de condensateurs de sucres à petites molécules.*

Conditions nécessaires à l'amylogenèse.

Les conditions nécessaires à l'amylogenèse dans les plastes sont aujourd'hui bien connues. Les travaux qui ont été effectués sur des feuilles, pour obtenir la production artificielle de l'amidon à l'obscurité, ont permis de déterminer ces conditions (Zimmermann, Hansteen, Winkler, Reinhard et Suschkoff, Tréboux). Ils ont montré que l'amylogenèse s'effectue, lorsqu'on fait absorber aux feuilles un des glucides suivants : saccharose, glucose, lactose, fructose, dextrines, glycérol, mannitol, adonitol ou sorbitol. La formation de l'amidon dépend donc exclusivement de la teneur des cellules en l'un quelconque de ces glucides. La concentration joue un rôle important et il existe une concentration minima de la solution de glucides, au-dessous de laquelle l'amylogenèse ne se produit pas, qui est voisine de 0,2 %, une concentration optima qui est aux environs de 10 % et, une concentration maxima. On a montré, par exemple, qu'à 30 %, la concentration devient trop forte pour déterminer l'amylogenèse.

La qualité du sucre intervient également : c'est ainsi par exemple, que le glucose et le fructose déterminent une amylogenèse plus rapide que le galactose et le mannose, que le saccharose agit plus activement que le maltose et ce dernier plus activement que le lactose. Tout dépend, d'après Maige, de la rapidité de pénétration de ces sucres à l'intérieur des cellules et ce sont les sucres qui pénètrent le plus facilement qui déterminent l'amylogenèse la plus active.

Enfin, les recherches de Lefèvre ont démontré que les plantes cultivées, à l'obscurité, dans un milieu minéral avec, comme seule source de carbone, des amides, forment de l'amidon ; l'amylogenèse peut donc s'effectuer aux dépens des amides. On a montré que l'amidon peut également se former aux dépens des protéides et des lipides. C'est probablement ainsi que se forment, dans beaucoup de cas, les grains d'amidon transitoires qui apparaissent dans les plantules pendant la digestion des réserves de l'albumen. On suppose qu'ils se forment aux dépens des produits de digestion de l'aleurone, car ils apparaissent avant l'hydrolyse des grains d'amidon de réserve (Belzung).

Le potassium paraît indispensable dans la synthèse de l'amidon et les plantes ne forment que très peu d'amidon lorsqu'on les prive de ce corps.

Les conditions externes ont également une influence dans l'amylogenèse. La présence de l'oxygène est nécessaire ; la lumière, qui n'est pas indispensable, exerce toutefois un rôle en augmentant la production de l'amidon ; enfin, la température intervient également et l'on a montré que la température optima est aux environ de 30°.

Mode de formation cytologique.

Examinons maintenant comment se forme l'amidon dans les chloroplastes et dans les leucoplastes.

Dans les chloroplastes, le mode de formation de l'amidon est connu depuis bien longtemps, car il est facile à observer sur le vivant. L'amidon apparaît d'abord dans le chloroplaste comme un très petit grain réfringent qui s'accroît peu à peu. Ce grain peut être déposé au milieu du plaste et alors il montre un hile central et une structure concentrique; ou bien, plus fréquemment, il est placé au voisinage de la surface du plaste ; en ce cas, il finit, en s'accroissant, par faire saillie en dehors du plaste qui se réduit, peu à peu, à une calotte coiffant le grain sur un de ses côtés ; le hile occupe alors l'extrémité du grain opposée au plaste et le grain prend la structure excentrique. La région renfermant le hile est plus petite et les couches concentriques qui l'entourent sont plus minces et moins nombreuses que du côté opposé, où le grain est en contact avec le plaste ; ceci s'explique par le fait que cette région n'est plus influencée par le plaste et cesse rapidement de s'accroître ; la croissance ne se poursuit donc que sur la partie du grain qui se trouve coiffée par le plaste. Fréquemment, un même chloroplaste donne naissance à plusieurs petits grains d'amidon très rapprochés l'un de l'autre, dont l'ensemble constitue un *grain d'amidon composé.* Il peut advenir, enfin que plusieurs grains d'amidon formés dans un même chloroplaste, d'abord séparés, se réunissent en un seul grain par formation, sur leur périphérie, d'une zone d'accroissement commune : on a alors un *grain semi-composé.*

Dans les préparations obtenues par les méthodes mitochondriales, il est facile de suivre la formation du grain d'amidon, qui apparaît d'abord avec l'aspect d'une petite cavité dans l'intérieur du chloroplaste coloré d'une manière intense et homogène (fig. 247) ; cette cavité n'est autre chose qu'un grain d'amidon que ces méthodes laissent incolore, mais que l'on peut caractériser en traitant la préparation par le réactif iodo-ioduré : celui-ci donne au grain d'amidon une coloration brunâtre caractéristique au sein du chloroplaste, sans décolorer ce dernier.

Dans les cas où les grains d'amidon sont simples, on peut suivre, dans une même préparation, tous les stades de la croissance de celui-ci et l'on voit les grains s'accroître peu à peu aux dépens du chloroplaste qui se réduit, finalement, à une mince pellicule. Si le grain prend naissance à la périphérie du chloroplaste, ce grain, d'abord inclus dans le chloroplaste, finit, en s'accroissant, par faire saillie en dehors de celui-ci, qui se réduit, peu à peu, à une mince calotte colorée et occupant le pôle opposé au hile. Enfin, on peut voir apparaître, dans le chloroplaste fortement coloré, plusieurs petits grains qui s'accroissent peu à peu, donnant à celui-ci une structure pluriloculaire ; le chloroplaste contient alors autant de loges, séparées par de minces brides de substance mitochondriale (fig. 248), que de grains d'amidon.

Lorsque les grains d'amidon ainsi formés sont hydrolysés sous l'action des diastases, ils se résorbent dans l'intérieur du chloroplaste qui s'accroît peu à peu, à mesure que le grain diminue de volume, pour se régénérer et reprendre l'aspect d'un gros corpuscule, plein et homogène, qui, de nouveau sera capable de former de l'amidon.

Le mode de formation de l'amidon dans le plaste explique parfaitement la raison de sa structure : le hile est la partie du grain la première formée et, lorsque le grain prend naissance au milieu du plaste et reste inclus de toute part par une écorce mitochondriale, les couches concentriques se développent régulièrement autour du hile, à mesure que le grain s'accroît et aboutissent à un grain à structure concentrique.

Si, au contraire, le grain se forme à la périphérie du plaste, celui-ci prend

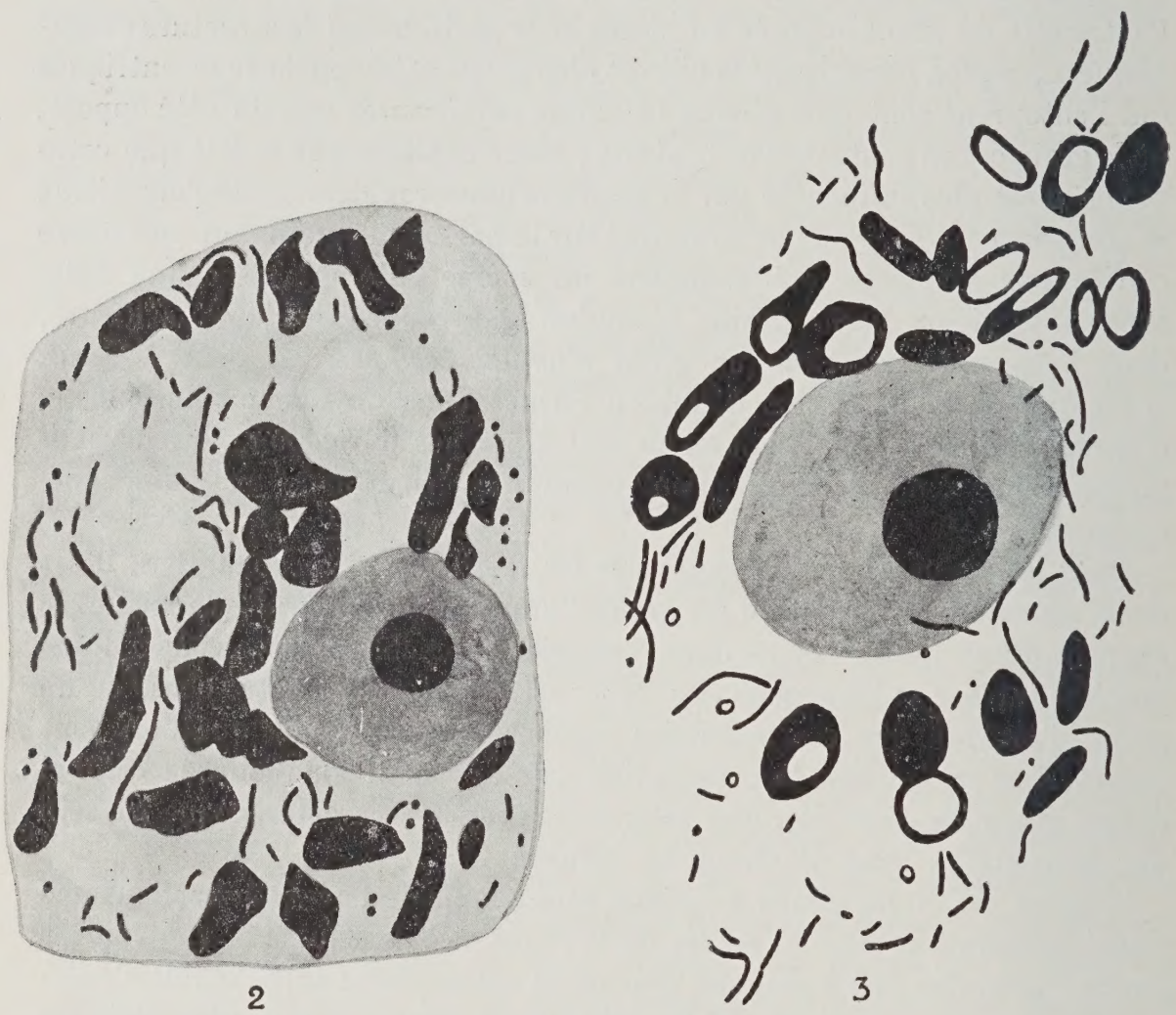


FIG. 247. — 2, Cellule d'une feuille d'*Elodea canadensis* avec ses chloroplastes. — 3, Fragment de cellule de la même feuille avec noyau, chloroplastes élaborant de l'amidon, et autres chondriosomes (méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1924).

la forme d'une calotte coiffant le grain sur le pôle opposé au hile : le grain, n'étant plus influencé que de ce côté par le plaste, prend la structure excentrique.

Ces faits semblent donc montrer que le plaste ne représente pas, comme certains physiologistes le supposent, un simple support sur lequel se dépose le grain, mais qu'il joue un rôle beaucoup plus important dans sa formation, puisque la forme du grain est sous l'étroite dépendance de la région du plaste dans laquelle il prend naissance.

D'après certaines expériences de MAIGE, l'état, simple ou composé, de

l'amidon proviendrait du taux de sucre se trouvant dans la cellule ; le grain composé se formerait avec un taux moins élevé de sucre. En faisant varier le taux du sucre, ce savant a pu obtenir les deux états dans les mêmes cellules.

Ajoutons que, dans les Algues chez lesquelles les chloroplastes revêtent l'aspect de gros chromatophores (Conjuguées, etc.), une partie des grains d'amidon prend naissance autour des pyrénoïdes.

Le mode de formation de l'amidon dans les racines, comme nous l'avons déjà dit, a été longtemps discuté, car certains auteurs, tel Belzung, n'ayant pu parvenir à découvrir les leucoplastes décrits par W. Schimper, admettaient que l'amidon se formait directement dans le cytoplasme. Ce sont les recherches récentes de Guilliermond qui, par les techniques mitochondriales, ont vérifié l'existence des leucoplastes et démontré que l'amidon ne prend jamais naissance dans le cytoplasme, mais toujours dans l'intérieur de plastes. On sait que, presque toujours, les leucoplastes sont de très petits corps de 1μ au plus, tout à fait semblables aux chondriosomes par leurs formes aussi bien que par leurs caractères histochimiques : le plus souvent, ils affectent la forme de chondriocontes flexueux et très allongés (fig. 249, *3*, *4*) ; plus rarement, ils sont à l'état de grains ou de bâtonnets. Enfin, dans quelques cas, ils peuvent prendre, au cours de la différenciation cellulaire, des dimensions très sensiblement supérieures à celles des chondriosomes, ce qui permet de les en distinguer. Ce sont alors des chondriocontes, des bâtonnets, des fuseaux ou des grains un peu plus gros que les autres chondriosomes (fig. 250, *2*, *3*). En général, la dimension des leucoplastes est en relation avec le volume des grains d'amidon qu'ils sont destinés à former. Si ces grains sont petits, les leucoplastes conservent la dimension des chondriosomes, s'ils sont très gros, les leucoplastes, avant de les former, subiront une croissance de manière à augmenter leur volume.

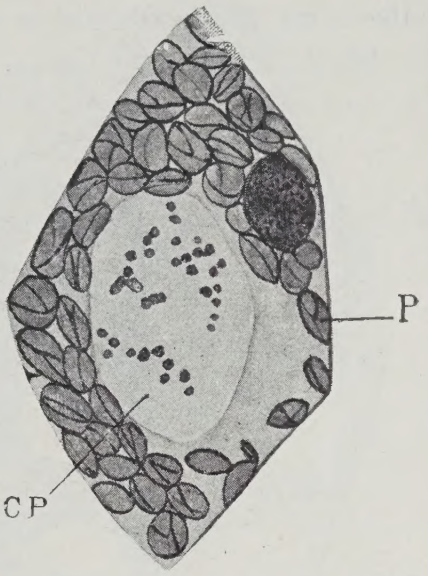


Fig. 248. — Chloroplastes pluriloculaires d'une cellule du prothalle d'une Polypodiacée ; chaque loge est occupée par un grain d'amidon. P, chloroplastes ; CP, précipités vacuolaires tanoïdiques (d'après Emberger, 1921).

Il est à remarquer que les leucoplastes n'élaborent pas synchroniquement les grains d'amidon, comme le font les chloroplastes, de telle sorte que, dans une même cellule incolore, on peut observer simultanément des grains complètement formés à côté de grains à peine ébauchés, et tous les stades de formation intermédiaires entre ces extrêmes (fig. 251).

Dans la plupart des racines et des épidermes, les leucoplastes affectent la forme de chondriocontes plus ou moins allongés, et le mode de formation de l'amidon, très facile à observer sur les préparations traitées par les tech-

niques mitochondriales, s'effectue comme il suit. Le chondrioconte forme, en un point quelconque de son trajet, soit au milieu, soit à l'extrémité, un minuscule point incolore indiquant une cavité ; on peut localiser dans celle-ci un grain d'amidon formé au sein du chondrioconte et que les

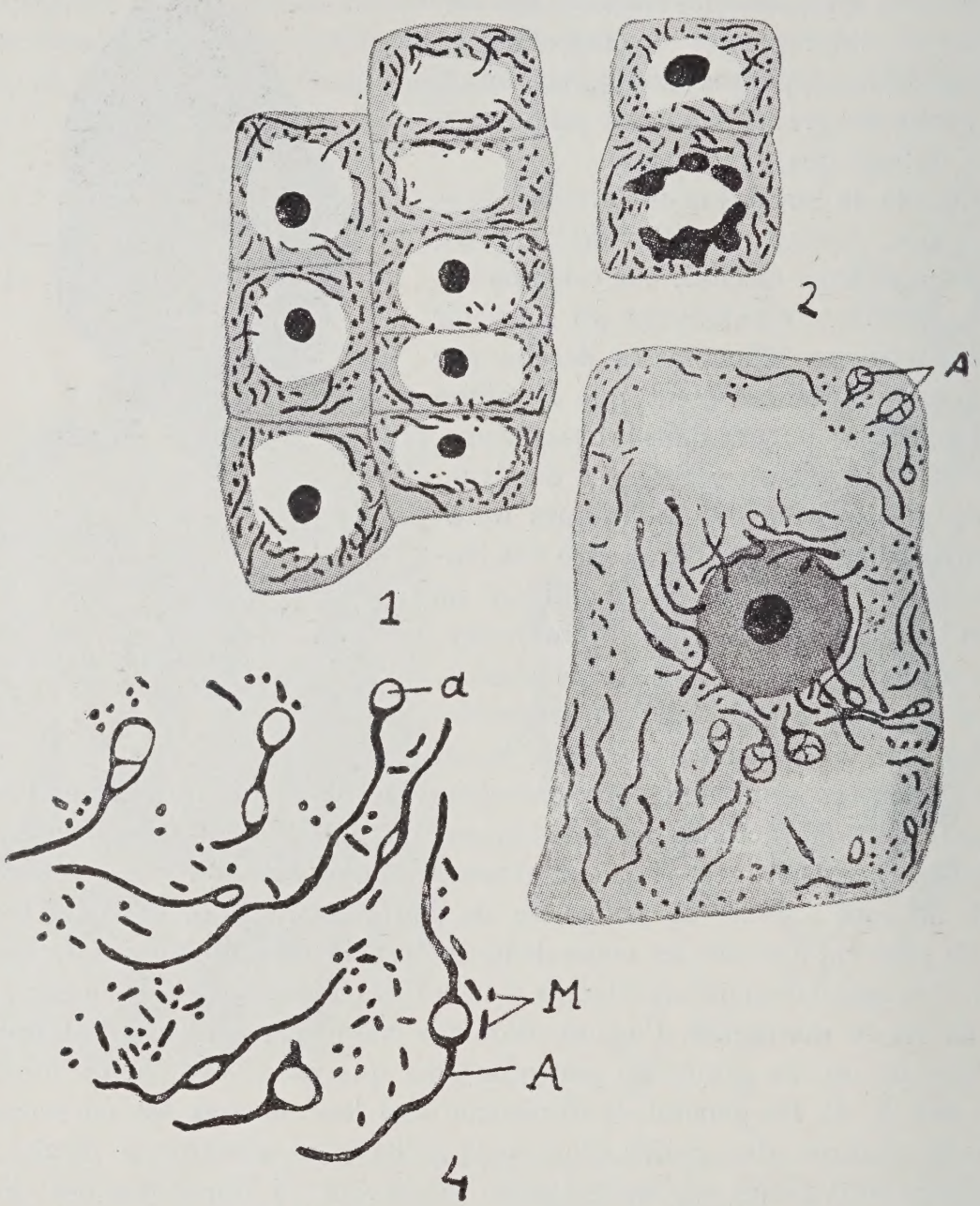


FIG. 249. — Formation des grains d'amidon dans la racine de Haricot. — 1 et 2, cellules du méristème avant la formation de l'amidon. — 3, cellule adulte avec formation de grains d'amidon composés au sein de longs chondriocontes. — 4, fragment du protoplasme d'une cellule analogue, représenté à un fort grossissement, avec longs chondriocontes (A) élaborant de l'amidon et autres chondriosomes (M) (méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1913).

méthodes mitochondriales ne colorent pas. Il est facile de s'en assurer en traitant une préparation obtenue par la méthode de Regaud par le réactif iodo-ioduré qui donne à la cavité la nuance caractéristique de l'amidon sans décolorer le chondrioconte teint en noir foncé. Le grain d'amidon s'accroît peu à peu, jusqu'à constituer un grain d'amidon simple,

qui reste toujours entouré par une écorce mitochondriale devenant de plus en plus mince et qui se prolonge, à l'un de ses pôles ou aux deux, selon qu'il

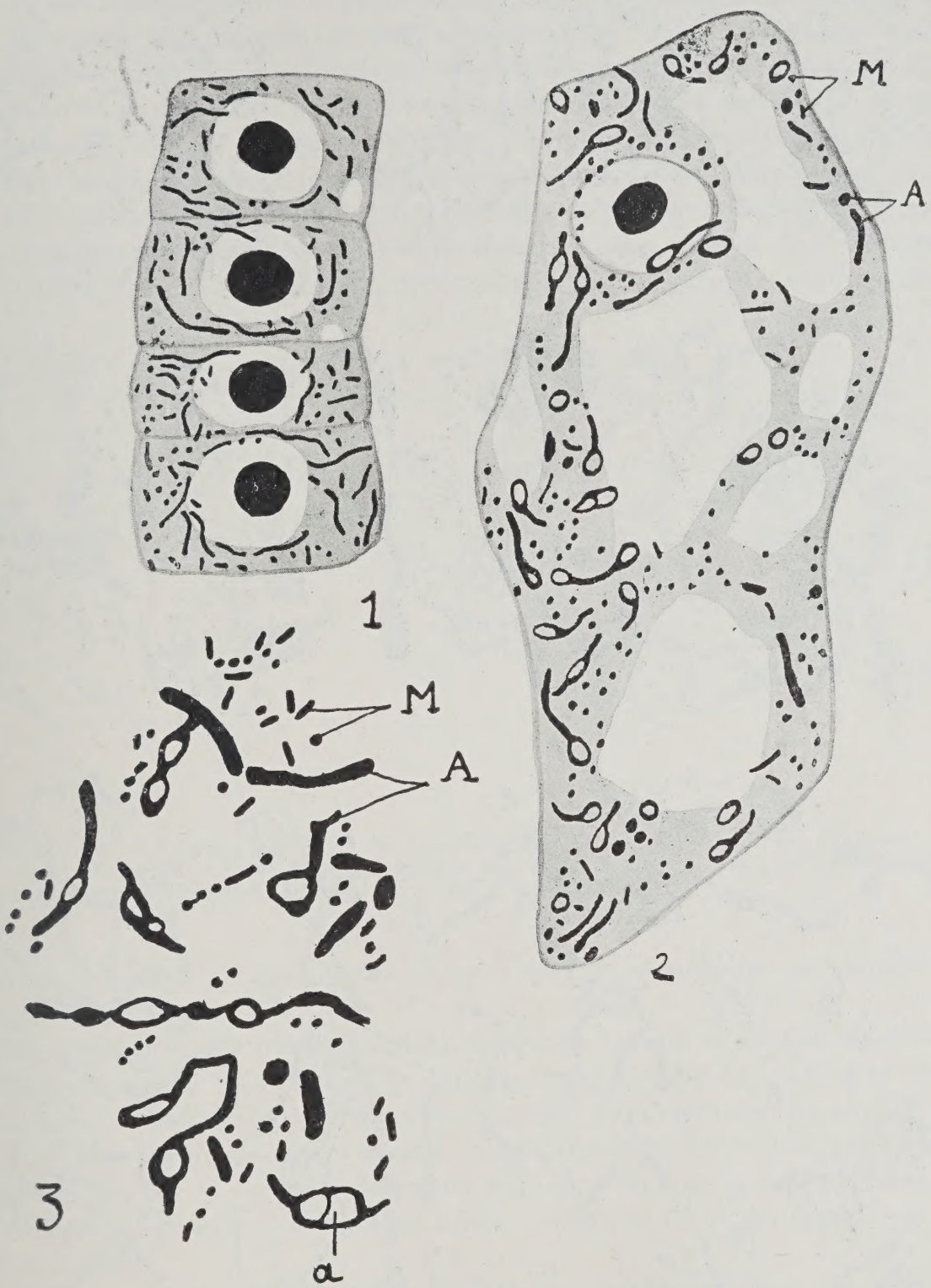


Fig. 250. — Formation des grains d'amidon dans la racine de Courge. — 1, cellules du méristème, avant la formation des grains d'amidon. — 2, cellule adulte (parenchyme cortical) avec formation de grains d'amidon au sein des chondriocontes ; A : plastes n'élaborant pas encore, mais déjà épaissis. — 3, détail d'une cellule analogue : A, plastes dont plusieurs élaborent de l'amidon (*a*) ; M, chondriosomes ordinaires (méthode de Regaud ; d'après Guilliermond, 1919).

s'est formé à l'extrémité ou au milieu du leucoplaste, par une queue plus ou moins longue, reste du chondrioconte formateur. Mais, le plus souvent,

Fig. 251. — 1 et 2, Leucoplastes et autres chondriosomes dans une cellule du plérome d'une racine de Pois. — 3, *id.* dans une cellule parenchymateuse adulte de l'écorce. — 4 et 5, *id.*, dans une cellule parenchymateuse adulte du cylindre central (méthode de Regaud ; d'après Guilliermond, 1920).

dès le début, à côté du petit grain, on voit s'en former plusieurs autres aux dépens de l'écorce mitochondriale qui l'entoure et le renflement prend alors un aspect spongieux dû à la présence de plusieurs petits grains inclus dans la substance mitochondriale du renflement (fig. 252). Les grains sont d'abord entourés d'une pellicule mitochondriale propre ; mais celle-ci semble disparaître en partie au fur et à mesure que les grains s'accroissent ; finalement, on obtient un grain d'amidon composé enveloppé d'une mince écorce mitochondriale périphérique se moulant sur les granules élémentaires dont il est formé et se prolongeant par une queue qui représente le reste du chondrioconte. Souvent, le même chondrioconte, s'il est très allongé, peut former, sur son trajet, plusieurs grains d'amidon, simples ou composés,

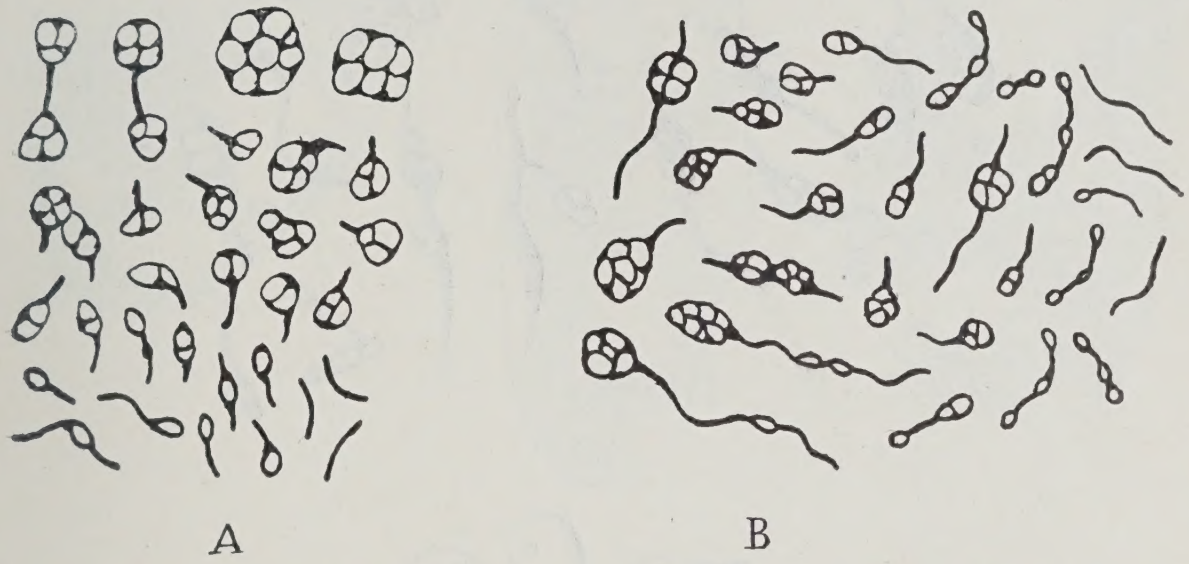


FIG. 252. — A, stades successifs de la formation d'un grain d'amidon composé au sein de chondriocontes dans la racine de Ricin. — B, *Id.*, dans la racine de Haricot (méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1913).

qui restent reliés les uns aux autres par les parties amincies du chondrioconte.

Le mode de formation de l'amidon que nous venons de décrire est facile à observer sur le vivant dans les cellules épidermiques des feuilles et des fleurs d'*Iris germanica* où l'on voit l'amidon apparaître sur les chondriocontes sous forme de petits grains très réfringents. Le traitement de la préparation par le réactif iodo-ioduré permet d'obtenir la réaction caractéristique du grain (qui prend une teinte jaune et n'est pas altéré) sur le chondrioconte.

Dans la racine de *Phajus grandifolius* les leucoplastes sont représentés par de gros bâtonnets ou des fuseaux à pointes parfois allongées et effilées, souvent onduleuses, qui dérivent de chondriocontes typiques, et dont l'aspect, souvent plus ou moins cristallin, paraît dû à la présence d'un cristalloïde protéique, sous forme de longue aiguille occupant l'axe du plaste (fig. 253). Il semble en être de même dans les rhizomes de *Canna*. Le grain d'amidon prend naissance, au milieu du bâtonnet ou du fuseau, dans un point voisin de la périphérie, d'abord sous forme d'une minuscule cavité incluse dans la

substance du plaste : le grain, en s'accroissant, fait saillie au dehors du plaste, qui finit peu à peu par se réduire à une calotte coiffant le grain sur le côté opposé à son hile et qui se prolonge latéralement par une petite pointe amincie. Cette calotte se réduit de plus en plus à mesure que le grain grossit. Souvent, ces leucoplastes forment, par le même procédé, des grains d'amidon composés.

Fig. 253. — Formation de l'amidon au sein de leucoplastes fusiformes dans la racine de *Phajus grandifolius* (méthode de Regaud; d'après Guilliermond, 1913).

Plus rarement, l'amidon se forme aux dépens de leucoplastes ronds, comme dans le tubercule de Pomme de terre et dans les écailles du bulbe de Lis blanc. Dans le tubercule de Pomme de terre (fig. 254), le leucoplaste, d'abord de la dimension des mitochondries, grossit peu à peu, puis forme, en un point voisin de sa périphérie, une minuscule cavité qui correspond au grain d'amidon. Celui-ci, en s'accroissant, finit par faire saillie au dehors du plaste, qui se réduit peu à peu à une calotte coiffant le grain sur

le côté opposé au hile. Parfois, on voit se produire dans l'intérieur du même plaste, deux ou trois très petits grains qui, d'abord séparés, ne tardent pas à se confondre en un grain semi-composé. Le grain d'amidon de la Pomme de terre prend des dimensions considérables, tandis que la calotte mitochondriale, qui apparaît au point opposé au hile, devient de plus en plus ténue et finit par devenir très difficile à déceler. Elle persiste, cependant, au moins pour les grains d'amidon de la périphérie du tubercule, car, au moment de

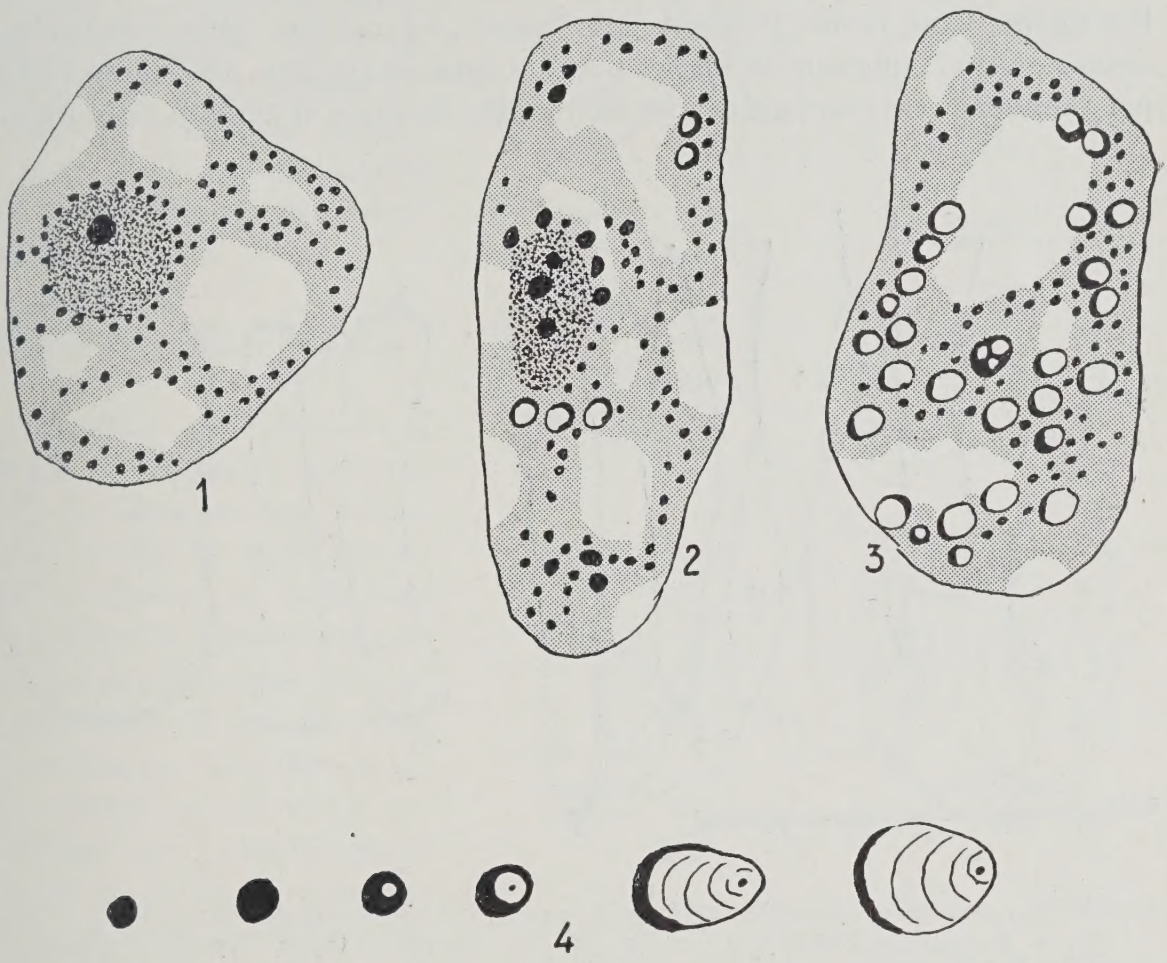


FIG. 254. — Formation de l'amidon dans le tubercule de Pomme de terre. — 1, cellule d'un tubercule très jeune avant la formation de l'amidon. — 2 et 3, cellules dans lesquelles l'amidon prend naissance dans des leucoplastes sphériques, un peu plus gros que les mitochondries ordinaires. — 4, schéma représentant les stades successifs de la formation d'un grain d'amidon au sein de leucoplastes (méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1913).

la germination de ce dernier, on la voit s'épaissir, s'accroître et verdir, pendant que le grain se résorbe et, finalement, elle se transforme en un chloroplaste qui se substitue au grain d'amidon résorbé.

On trouve dans les laticifères des Euphorbes des grains d'amidon de formes très spéciales, allongés, aciculaires ou en bâtonnets. Les recherches récentes de MANGENOT ont fait connaître leur mode de formation. Les grains prennent naissance dans les chondriocontes très allongés suivant le grand axe du tube laticifère : chacun produit une ou plusieurs petites vésicules allongées dans lesquelles se trouve un grain d'amidon (fig. 255, *1* à *4*). A chacune des extrémités du grain d'amidon en formation se produit alors un

épaississement de la substance mitochondriale. L'accroissement du grain est donc plus actif sur ces deux points et, par conséquent, plus rapide en longueur qu'en largeur. La vésicule amylifère s'allonge aux dépens de la partie filamenteuse du chondrioconte ; celle-ci se trouve bientôt réduite à une petite apophyse surmontant la condensation mitochondriale apicale (fig. 255, *7* à *9*). Dans les Euphorbes annuelles, le développement ne peut se poursuivre plus loin et les grains d'amidon restent effilés, bacilliformes ou aciculaires. Mais, chez certaines Euphorbes vivaces, la croissance de ces grains continue lentement, sans doute pendant des années ; les calottes mitochondriales, séparées vers l'équateur du fuseau par une ligne de rupture, s'étendent indépendamment l'une de l'autre ; les extrémités du grain d'amidon se renflent

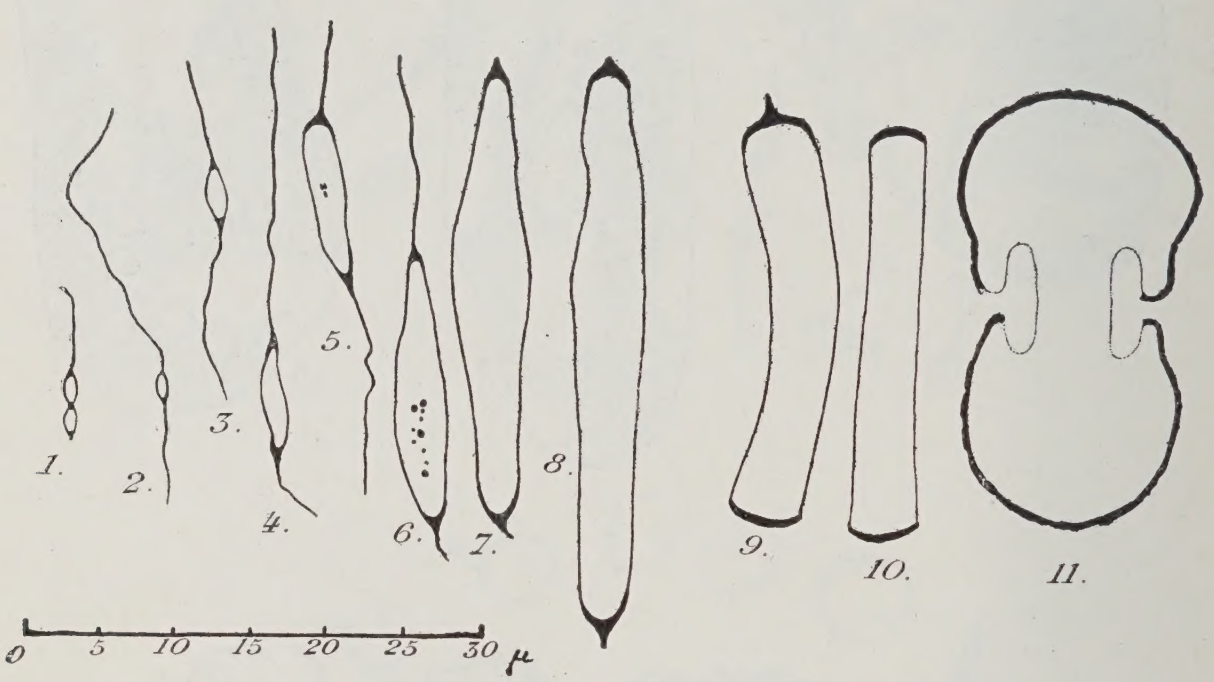


Fig. 255. — Mode de formation de l'amidon dans les laticifères des *Euphorbia*. — De 1 à 8, *Euphorbia heterophylla* ; — 9 et 10, *E. Peplus*. — 11. *E. resinifera* (méthode de Regaud ; d'après Mangenot, 1924).

aussi et celui-ci finit par prendre l'aspect d'un tibia, puis dans certaines espèces d'un haltère (fig. 255, *11* et fig. 256, *d* à *g*). Dans d'autres Euphorbes, les deux calottes polaires se fragmentent en un assez grand nombre d'autres, plus petites, dont chacune détermine la formation d'un ramuscule amylacé (fig. 256, *h*).

On a vu que tous les phénomènes de formation de l'amidon dans les leucoplastes peuvent être facilement suivis en traitant par le réactif iodo-ioduré les préparations obtenues par la méthode de Regaud (procédé indiqué par Guilliermond). On voit alors la petite vésicule, formée sur le trajet du chondrioconte et dont l'apparition marque le début du phénomène, prendre la teinte brune caractéristique de l'amidon, tandis que le chondrioconte reste coloré en noir par l'hématoxyline ferrique. Cette teinte pâlit au contact du baume de Canada et devient jaunâtre. Les préparations

obtenues par cette méthode ne peuvent se conserver dans le baume au delà de huit jours. On a indiqué d'autres méthodes permettant d'obtenir des préparations durables dans lesquelles l'amidon se trouve coloré, dans le plaste, d'une manière différente de ce dernier, par diverses couleurs d'aniline (bleu de toluidine, violet de gentiane, vert de méthyle, etc.), après coloration du leucoplaste par la fuchsine acide (GUILLIERMOND, MILOVIDOV) ; mais ces dernières méthodes sont d'un emploi délicat et donnent des résultats inconstants.

Origine chimique de l'amidon.

On aurait pu s'attendre à ce que la formation de l'amidon eût lieu par un phénomène inverse de celui par lequel s'effectue sa digestion, c'est-à-dire en partant du glucose qui se polymériserait pour donner d'abord des dextrines et ensuite de l'amidon, et effectivement les premières recherches des physiologistes mirent en évidence, dans les tissus où a lieu l'amylogenèse, la présence d'un mélange de glucose et de polyholosides solubles que l'on avait considérés comme des dextrines. Cependant, on s'aperçut ensuite que ces polyholosides étaient lévogyres et les recherches récentes de H. COLIN et de ses élèves (Cf. p. 585) ont démontré ensuite qu'il s'agissait non de dextrines, mais de fructoholosides. Par des dosages de glucides effectués dans les différents organes de diverses Graminées, COLIN, BELVAL, DE CUGNAC, ont établi, par

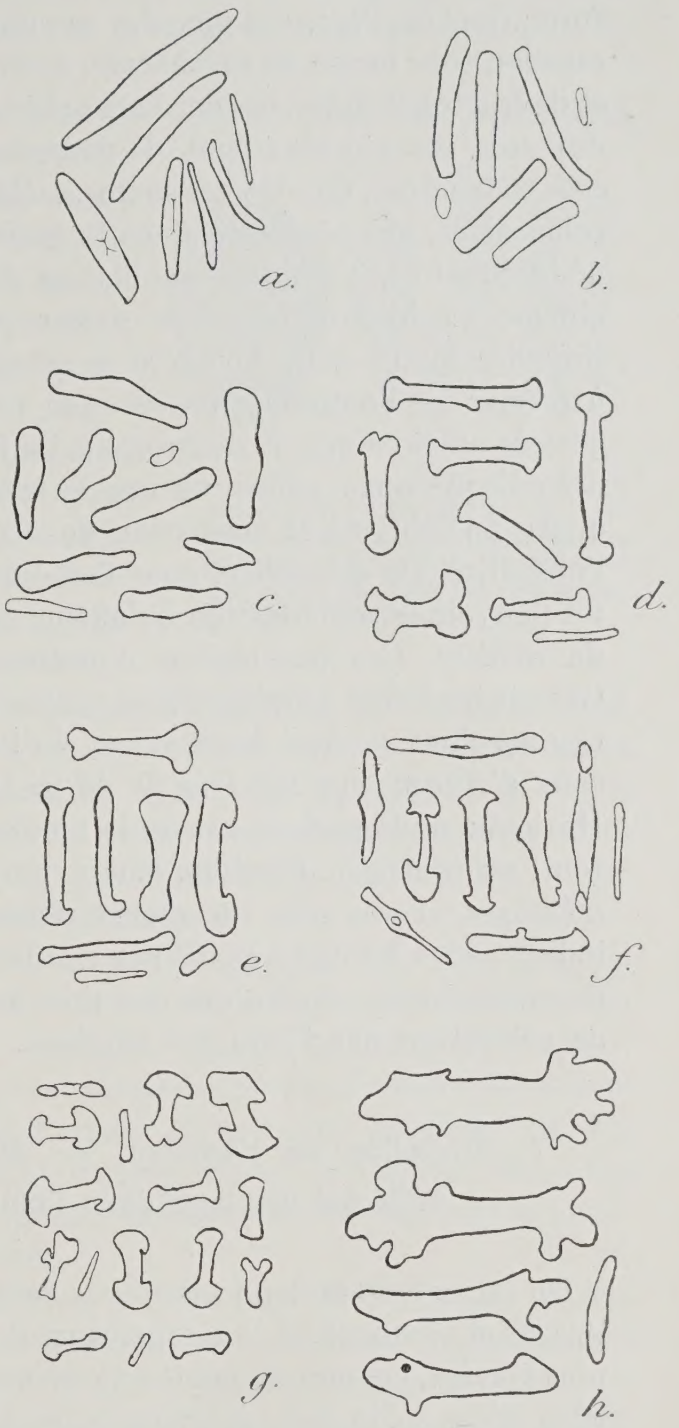


FIG. 256. — Formes des grains d'amidon des laticifères chez diverses espèces d'Euphorbes. — *a*, *Euphorbia heterophylla*. — *b*, *E. Peplus*. — *c*, *E. biglandulosa*. — *d*, *E. parvimamma*. — *e*, *E. mamillaris*. — *f*, *E. canariensis*. — *g*, *E. resinifera*. — *h*, *E. Grantii*. — Pour chaque espèce, on a représenté à la fois des grains entièrement développés, de forme caractéristique, et des grains jeunes, offrant partout l'aspect de bâtonnets ou de fuseaux (d'après MANGENOT, 1930).

exemple, que les glucides formés par photosynthèse dans la feuille sont représentés surtout par du saccharose. Celui-ci, pendant son transport de la feuille à la tige, s'hydrolyse, de telle sorte qu'une grande partie du saccharose disparaît pour faire place à du glucose et à du fructose ; puis, avant la formation de l'épi, ces glucides se condensent dans la tige, dans certaines espèces, sous forme de saccharose, dans les autres sous forme de saccharose et de fructoholosides, ces derniers prédominants. Au moment de la formation des épis, ces glucides sont de nouveau hydrolysés et transformés en glucose et fructose. Ce sont ces sucres, mêlés à un peu de saccharose et de fructoholosides, qui pénètrent dans la graine où ils sont aussitôt condensés en amidon. Ainsi, l'amidon semble se former directement aux dépens du glucose et du fructose, sans passer par l'état de dextrine. Il est assez singulier qu'un sucre lévogyre et cétonique, le fructose, puisse contribuer à former de l'amidon, matière que l'hydrolyse résoud exclusivement en glucose aldéhydique et dextrogyre. Ce fait n'est cependant pas exceptionnel puisque nous avons vu que le fructose est parmi les sucres avec lesquels on obtient la formation de l'amidon dans les feuilles placées à l'obscurité. On est obligé, pour l'expliquer, de supposer que les cellules ont un pouvoir d'isomérisation qu'aucun de nos moyens chimiques ne permet de réaliser. Ces conclusions n'intéressent, d'ailleurs, pas seulement les Graminées ; elles paraissent, au contraire, présenter une grande généralité, comme l'ont montré les travaux de l'Ecole de H. Colin et, notamment, ceux d'Augem sur les *Iris*, et de Franquet sur la Pomme de terre et le Haricot ; nulle part, ces savants n'ont saisi la présence de dextrines ; partout, au contraire, l'amidon leur a paru *se former d'emblée* et à partir de mélanges sucrés plus ou moins riches en saccharose et fructose. On a indiqué plus haut (Cf. p. 547) la confirmation que tendent à apporter à la première de ces conclusions certaines recherches récentes sur les caractères de coloration par l'iode des amidons.

Digestion de l'amidon. — Régression des amyloplastes. Rôle des diastases dans l'amylolyse et l'amylogenèse.

On sait que l'amidon forme, sous l'action de l'eau chaude, un *empois* opalescent et visqueux. A la température de l'ébullition, ou à des températures plus élevées, cet empois subit une hydrolyse, que l'addition de petites quantités d'un acide fort accélère puissamment. Le ferment soluble, appelé *amylase*, extrait de nombreux Végétaux ou du suc pancréatique, catalyse également la décomposition hydrolytique de l'amidon, mais à des températures physiologiques.

Au cours de cette hydrolyse, on voit, quel que soit l'agent de celle-ci, apparaître à la fois des molécules déjà très petites de maltose et des molécules encore très volumineuses de dextrines solubles, d'abord colorables par l'iode en violet (*amylodextrines*, de poids moléculaire estimé à 10.000), puis en rouge (*érythrodextrines*, de poids moléculaire estimé à 6.800).

Ces dextrines sont, à leur tour, morcelées en maltose et en dextrines à molécules plus petites (de poids moléculaire estimé à 3.700), non colorables par l'iode et que l'on appelle *achroodextrines* ou dextrines proprement dites. Ces dernières sont, enfin, transformées en maltose, holoside pouvant être, on le sait, décomposé, par la maltase, en deux molécules de glucose.

On a souvent soutenu que la diastase opérant ces transformations, l'amylase, était en réalité un mélange de plusieurs ferments distincts : d'une *amylase proprement dite*, ayant pour effet de disloquer les molécules d'amylose en molécules, plus petites, en dextrines, d'une *dextrinase*, décomposant les dextrines en maltose, enfin, d'une *amylopectinase* ou *amylophosphatase*, agissant sur l'amylopectine en saponifiant les groupes éthérifiés par l'acide phosphorique (Maquenne et Roux). Mais on n'a jamais réussi à isoler ces diastases, et l'existence de celles-ci reste, par conséquent, du domaine de l'hypothèse.

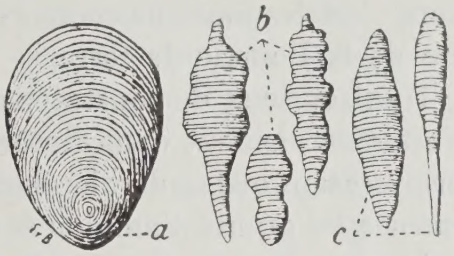


Fig. 257. — *a*, grains d'amidon entiers du bulbe de Lis. — *b*, les mêmes, en voie de digestion. — *c*, grains d'amidon de Pomme de terre en voie de digestion (d'après Belzung, 1900).

Il est facile d'observer les phénomènes d'hydrolyse de l'amidon dans divers organes où ce glucide est digéré, notamment dans les cotylédons et l'albumen des graines, ainsi que dans les tubercules et les bulbes. On a pu constater que les grains d'amidon peuvent présenter, pendant cette hydrolyse, selon les types de cellules, deux aspects très différents.

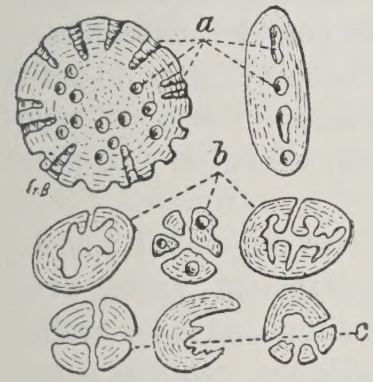


Fig. 258. — *a*, grain d'amidon de Blé (vu de face et de profil) avec canalicules résultant d'un début de digestion. — *b*, grains d'amidon du bulbe de Jacinthe, en voie de digestion. — *c*, grains d'amidon de la graine de Haricot, en voie de digestion (d'après Belzung, 1900).

Les uns se dissolvent petit à petit et progressivement, en conservant plus ou moins leurs formes originelles jusqu'à leur complète disparition ; c'est le cas des grains d'amidon du tubercule de Pomme de terre et du bulbe de Lis (fig. 257) : d'après Maige, il s'agirait, dans ces cas, de grains ayant conservé leur écorce mitochondriale.

Les autres, comme ceux de l'albumen de Blé et des cotylédons de certaines Légumineuses (Pois, Haricot), subissent, au contraire, une corrosion locale qui progresse vers le centre en suivant les rayons, sous forme de canalicules (fig. 258). Dans les grains d'amidon du Blé, les canalicules sont ondulés, parce que l'action diastasique est plus prononcée sur certaines couches que sur d'autres ; ils se ramifient et s'anastomosent, amenant la fragmentation du grain, puis sa dissolution complète. Dans les grains d'amidon des Légumineuses qui, intacts, offrent généralement une petite fissure centrale, prolongée par des fentes rayonnantes,

il se forme d'abord quelques canalicules qui permettent à la diastase de pénétrer dans la cavité centrale, puis la digestion s'achève du centre à la périphérie, grâce aux fentes rayonnantes qui bientôt se prolongent jusqu'à la surface, et le grain finit par se fragmenter comme précédemment. D'après MAIGE, ces phénomènes de corrosion se produiraient exclusivement dans des grains ayant épuisé leur écorce mitochondriale.

Toutefois, lorsqu'on fait agir directement la diastase sur des grains d'amidon, c'est toujours par corrosion que s'effectue la digestion, même dans le cas de la Pomme de terre.

Il est curieux de constater que, lorsque le grain d'amidon est hydrolysé, c'est généralement dans l'intérieur même du plaste que se produit cette hydrolyse, sans que ce dernier se détruise. C'est ainsi, par exemple, que, dans les racines, les grains d'amidon se résorbent dans l'intérieur des chondriocontes qui les ont formés : le grain d'amidon, déposé dans le renflement d'un chondrioconte et entouré d'une écorce mitochondriale, diminue peu à peu de volume, tandis que cette écorce mitochondriale s'accroît ; puis, lorsqu'il s'est résorbé, le chondrioconte reprend la forme d'un filament allongé et flexueux qui pourra de nouveau produire de l'amidon. On a vu qu'il en est de même pour les chloroplastes qui, après avoir résorbé leur amidon, s'accroissent et prennent la forme de corpuscules pleins. Les plastes ne se détruisent donc pas pendant leur fonctionnement ; ils peuvent se réduire à une pellicule entourant le grain d'amidon, souvent à peine perceptible tant elle est mince, et, cependant, au cours de l'hydrolyse de l'amidon, on voit celle-ci s'accroître et régénérer un nouveau plaste. Il y a donc là quelque chose de tout à fait comparable à ce que nous avons observé pour les chloroplastes qui, après résorption de leur chlorophylle, peuvent revenir à l'état de petits chondriosomes. Il y a réversibilité entre le leucoplaste à l'état de repos et le leucoplaste hypertrophié par la présence en son sein d'un gros grain d'amidon.

Cependant, on constate quelques exceptions à cette règle et il y a des cas, d'ailleurs rares, où le plaste disparaît complètement après avoir formé un produit résultant de son activité. C'est ainsi que, dans les graines de Haricot, les grains d'amidon formés dans les cotylédons, pendant la maturation de la graine, épuisent leur écorce mitochondriale pendant leur croissance, de telle sorte qu'à la germination, ils sont hydrolysés sans laisser aucune trace du plaste au sein duquel ils se sont formés (GUILLIERMOND, LI KOUE TCHANG, MAIGE). Mais il ne s'agit là que des grains d'amidon volumineux.

Certains auteurs tels que GRAFE, Mme ONSLOW, GRUSS, ont émis l'hypothèse que la formation et l'hydrolyse de l'amidon seraient dues à une diastase réversible qui, selon Arthur MEYER et SALTER, aurait son siège dans l'intérieur du plaste. La formation de l'amidon s'effectuerait lorsque la teneur de la cellule en glucose serait suffisante pour inhiber l'action de la diastase.

MAIGE a contesté cette manière de voir. Ce savant a remarqué, en effet,

comme l'avait déjà fait Li Koue Tchang, que, souvent, dans une même cellule d'une plantule de Légumineuses (Pois, Haricot), on observe simultanément la naissance de grains d'amidon aux dépens de certains plastes et l'hydrolyse de grains préalablement formés dans d'autres plastes ; souvent même, on voit se former de petits grains d'amidon dans des plastes situés au voisinage immédiat de grains en voie d'hydrolyse.

D'autre part, la formation de l'amidon dépend, beaucoup plus que son hydrolyse, des conditions de vie de la cellule. On peut inhiber la formation de l'amidon, partiellement ou totalement, par une forte teneur en sucre, par les anesthésiques, par des températures élevées et par la plasmolyse, facteurs qui laissent subsister l'action amylolytique ; Maige en conclut donc que la formation de l'amidon et son hydrolyse sont deux phénomènes distincts, dus chacun à l'action d'une diastase différente. Il y aurait une diastase polymérisante qui provoquerait l'amylogenèse et serait localisée dans le plaste lui-même et une diastase hydrolysante qui aurait son siège en dehors du plaste, mais pourrait pénétrer à l'intérieur de celui-ci ; celle-ci n'interviendrait que lorsque son action n'est pas inhibée par la diastase polymérisante. Cette conclusion est, d'ailleurs, en accord avec les travaux de Brown et Morris qui, nous l'avons vu, ont montré que la diastase qui hydrolyse l'amidon de l'albumen des graines d'Orge est localisée dans l'épiderme du cotylédon, ce qui ne permet pas, en ce cas, l'intervention d'une diastase réversible.

D'après de récentes recherches de Nadson et Rochline, l'action des rayons X serait susceptible de déterminer, dans les feuilles d'*Elodea*, la transformation de l'amidon en cristaux d'oxalate de calcium, dans les chloroplastes eux-mêmes. Elle provoquerait une augmentation des oxydations ; l'amidon serait hydrolysé et le glucose provenant de son hydrolyse se transformerait, par oxydation, en acide oxalique, puis en oxalate de calcium qui se substituerait à l'amidon dans l'intérieur du chloroplaste.

LES PROTÉIDES

Les plastes (leuco-, chloro- et chromoplastes) accumulent parfois en leur sein des substances protéiques, soit à l'état colloïdal diffus, soit à l'état de cristalloïdes de formes diverses (tables, aiguilles). W. Schimper et A. Meyer admettaient que la forme ordinaire des plastes était celle de sphérules ; aussi, pour expliquer la forme de bâtonnets plus ou moins allongés qu'ils avaient observée dans certains plastes, ils supposaient que ces éléments, d'abord sphériques, avaient élaboré dans leur intérieur un cristalloïde protéique en forme d'aiguille qui avait modifié leur forme. Cette opinion est erronée et nous savons aujourd'hui que les plastes dérivent de chondriocontes et que la plupart des leuco- et des chromoplastes conservent cette

forme. Chodat, d'ailleurs, a, il y a longtemps déjà, contesté cette manière de voir. Toutefois, il semble démontré que certains plastes renferment des cristalloïdes protéiques. C'est le cas, par exemple, des leucoplastes de la racine de *Phajus grandifolius*. On a vu que ces leucoplastes, relativement

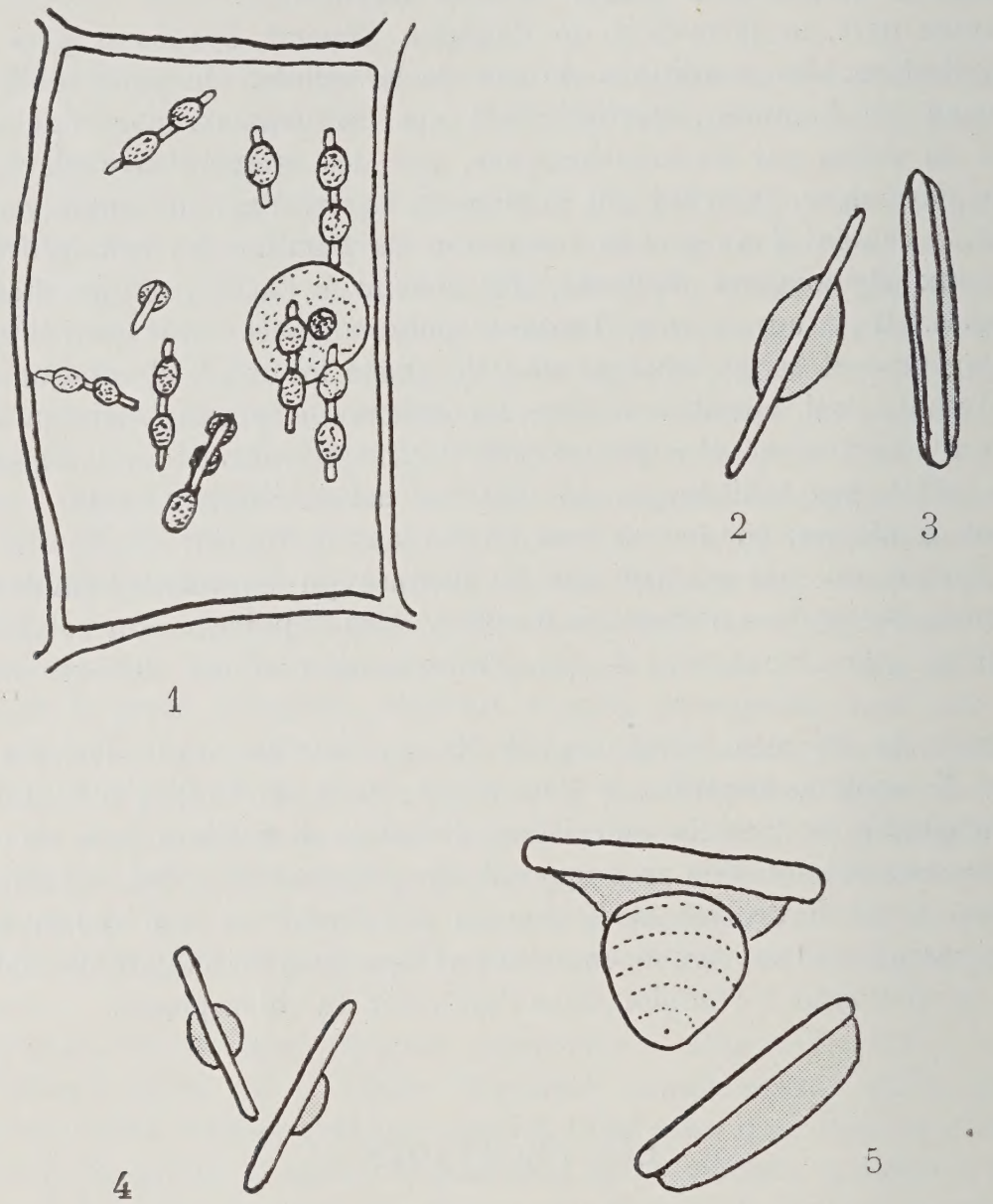


Fig. 259. — Diverses formes de chromo- ou chloroplastes ayant élaboré un cristalloïde protéique. — 1, cellule du fruit de *Maxillaria triangularis* avec chromoplastes pourvus d'un cristalloïde protéique (d'après W. Schimper). — 2 et 3, chloroplastes de *Cerinthe minor* (d'après W. Schimper). — 4 et 5, chloroplastes de *Phajus grandifolius* (d'après W. Schimper).

gros, affectent souvent la forme de bâtonnets ou de fuseaux, d'aspect nettement cristallin, et que W. Schimper et A. Meyer ont attribué cet aspect à la présence, dans l'intérieur de ces leucoplastes, d'un cristalloïde protéique en forme d'aiguille. L'existence de ce cristalloïde paraît

démontrée par le fait que les chloroplastes de la même plante contiennent un cristalloïde protéique, en forme d'aiguille incolore, qui traverse le plaste vert et le dépasse de beaucoup en longueur (fig. 259, *4* et *5*). De semblables cristalloïdes ont été observés dans les chloroplastes de *Cerinthe minor* et de *Maxillaria triangularis* (fig. 259, *1*, *2* et 3). Zimmermann a signalé, dans les leucoplastes des cellules épidermiques de *Tradescantia discolor* et *albiflora*, la présence de corps réfringents, au nombre de un à plusieurs, présentant l'aspect de grains d'amidon, mais offrant, en réalité, les caractères des protéides. Il convient donc de considérer ces plastes comme des protéoplastes et ces corps, appelés *leucosomes*, comme des grains amorphes d'un protéide résultant de leur activité.

Les travaux de Guilliermond ont fait connaître, comme on l'a vu, l'existence de formations assez analogues dans les leucoplastes du sac embryonnaire du genre *Lillium* : ces éléments, qui n'élaborent pas d'amidon, paraissent avoir comme seule fonction, dans le sac embryonnaire, d'accumuler des protéides et méritent le nom de *protéoplastes*. Ils se présentent d'abord sous forme de chondriocontes minces et allongés, qui accumulent des protéides sur différents points de leur trajet, accumulation déterminant, en ces points, la production de renflements volumineux ; ils prennent ainsi les aspects les plus variés : gros corps ovoïdes, en forme de fuseaux, de têtards, d'haltères ou de filaments moniliformes constitués par plusieurs gros renflements unis les uns aux autres par des parties amincies, selon que l'accumulation des protéides s'est faite sur un seul point ou sur plusieurs points du trajet d'un même chondrioconte (fig. 260).

Assez fréquemment, ces formations ont un aspect cristallin très net qui paraît provenir du fait que le protéide y affecte la forme de cristalloïdes. Les protéides commencent à apparaître dès le stade synizesis et continuent à se former lentement jusqu'à la fin de la constitution du sac embryonnaire. De la sorte, on peut observer, à toutes les phases du développement du sac embryonnaire, les divers stades de la production de ces protéides, se traduisant par toutes les formes de transition entre les chondriocontes et les aspects que nous venons de décrire (fig. 260).

Lorsque le sac embryonnaire a achevé sa croissance, ces protéoplastes, avec les protéides qu'ils renferment, subissent un phénomène de digestion qui se manifeste par leur gonflement et la production, autour de chacun d'eux, de couches concentriques de chromaticité différente, les unes se colorant par l'hématoxyline ferrique, les autres par l'érythrosine (fig. 260, *4*). Ces couches finissent par se rompre, puis le protéoplaste perd son affinité pour l'hématoxyline ferrique, devient tout entier érythrosinophile et disparaît peu à peu, se confondant dans le cytoplasme. Les protéoplastes sont donc détruits en même temps que les protéides qu'ils renferment ; mais il existe d'autres plastes, très petits, qui n'ont pas formé de protéides, et restent accumulés autour du noyau du sac embryonnaire ; ce sont ces derniers qui se multiplieront et se répartiront entre les cellules de l'albumen pendant la formation de ce tissu. On trouve donc ici un nouvel exemple de plastes

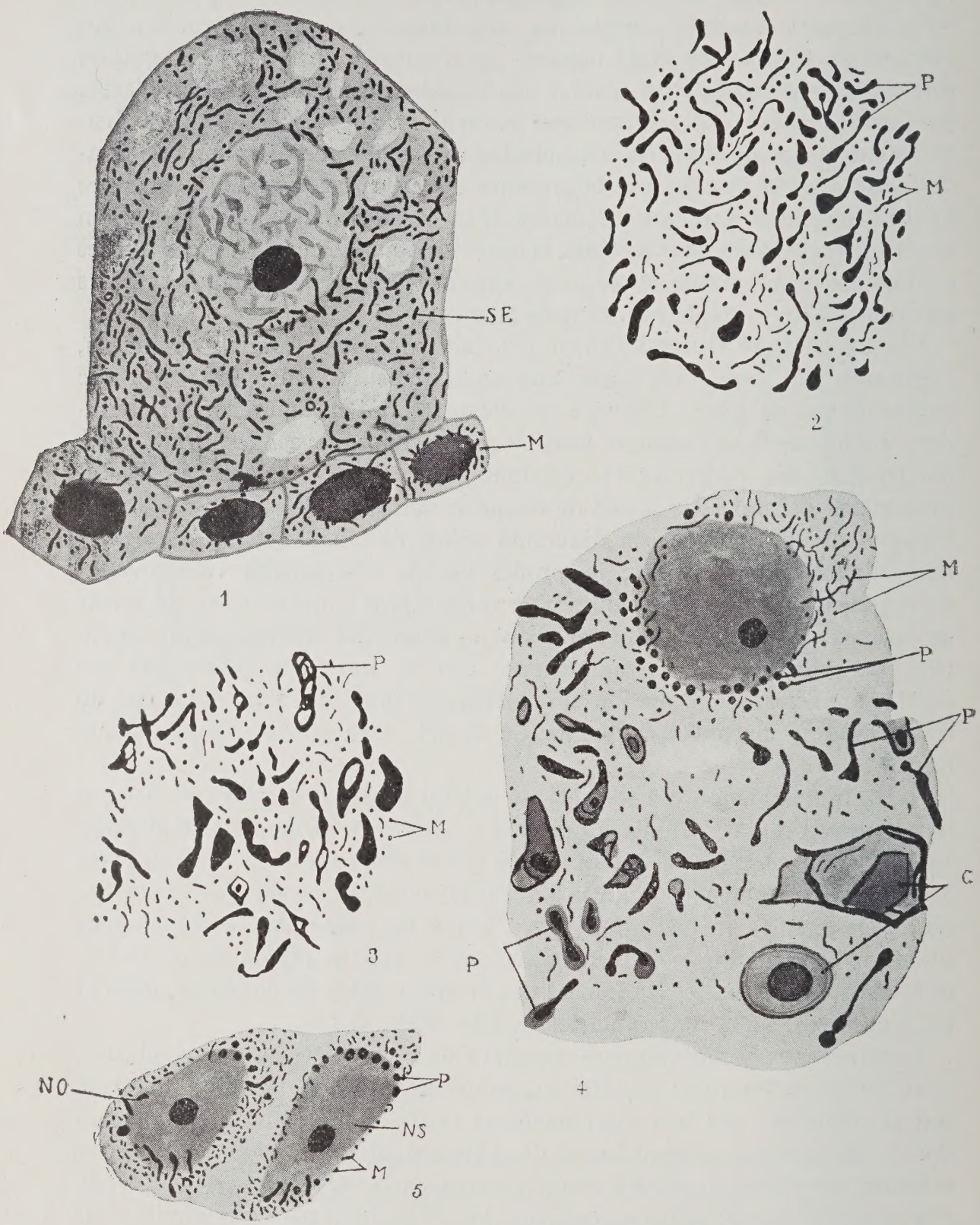


FIG. 260. — 1, Sac embryonnaire très jeune de *Lilium candidum*. — 2 et 3, chondriocontes en voie de devenir protéoplastes . P, plastes ; M, autres chondriosomes. — 4, fragment de sac embryonnaire à la fin de son développement ; autour du noyau (noyau de sac), on aperçoit de petits leucoplastes globuleux (P) et d'autres chondriosomes (M), en forme de grains, de bâtonnets ou de filaments. Ailleurs, les protéoplastes (P) sont en voie de digestion ; quelques-uns (C) présentent des formes cristallines. — 5, oosphère et synergide ; NO : noyau de l'oosphère ; NS : noyau de la synergide ; P : plastes ; M : autres chondriosomes (méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1923).

se détruisant au cours de leur fonctionnement, exemple à rapprocher de ce que l'on observe pour les leucoplastes amylogènes des cotylédons du Haricot. De semblables formations se retrouvent dans le sac embryonnaire du Haricot. Lavialle a signalé également, dans le sac embryonnaire de *Knautia arvensis*, des plastes fusiformes renfermant des granulations protéiques. Des protéoplastes semblables ont été observés aussi dans les cellules sécrétrices des canaux sécréteurs du Pin (Mlle Popovici), et dans les cellules de l'assise nourricière des *Helleborus* (Mlle Py). Guignard, enfin, a décrit des protéoplastes dans les cellules-mères des grains de pollen des Asclépiadacées : ceux-ci apparaissent sous forme de petites sphérules contenant, à l'intérieur, des grains plus chromophiles qui sont l'origine de corps protéiques : ces sphérules, en s'agglomérant, puis en se fusionnant entre elles, se transforment en fuseaux. Dans la suite, le contenu du plaste disparaît et les fuseaux deviennent libres dans le cytoplasme, passent dans le tube pollinique à la germination et paraissent constituer une réserve protéique qui est transformée dans le micropyle ovulaire où, sans doute, elle se trouve résorbée avant la fécondation.

Schmitz a signalé dans les *Ectocarpus*, sous le nom d'« amidon des Phéophycées », des corpuscules réfringents attachés aux chloroplastes par un court pédicelle, corpuscules que des travaux ultérieurs ont montré constitués de protéides et qui paraissent correspondre à une élaboration par les chloroplastes (Mangenot).

Certaines expériences ont prouvé, d'autre part, que les chloroplastes peuvent accumuler des protéides. C'est ainsi qu'Ulrich est arrivé à déterminer, chez certaines plantes, une sorte de faim d'azote, en les cultivant dans des milieux dépourvus de ce corps. Il a constaté, pendant la diminution de la teneur en azote de ces plantes, une diminution progressive de taille des chloroplastes, en même temps que le jaunissement des feuilles. En prélevant les feuilles ainsi traitées et en leur faisant absorber un liquide contenant des nitrates, l'auteur a observé une augmentation de volume des chloroplastes et l'étude histochimique de ceux-ci a montré que cette augmentation correspond à une accumulation de protéides. Ajoutons que, dans des recherches récentes, Volkonsky a montré que le leucoplaste réticulé de *Polytoma uvella* s'épaissit très sensiblement dans les milieux riches en azote assimilable et pense que cet organite est un lieu d'élection de l'aliment azoté et en particulier des amino-acides. Ces faits sont à rapprocher des observations faites, sur le foie de Rat, par Noel qui a montré que lorsqu'on a donné à ces animaux une alimentation fortement azotée, les chondriosomes des cellules hépatiques accumulent des protéides et jouent le rôle de protéoplastes.

On a constaté que la protéogenèse est plus active à la lumière qu'à l'obscurité et on a émis l'hypothèse que la chlorophylle pourrait intervenir dans ce phénomène. On a constaté, en effet, que celui-ci s'effectue surtout dans les feuilles et se trouve favorisé par la lumière; il semble s'effectuer exclusivement pendant le jour, tandis que, dans la nuit, les protéides subissent la protéolyse.

En réalité, il ne semble pas que la protéogenèse soit un phénomène en relation directe avec la photosynthèse, car on sait que les Champignons, comme les Végétaux chlorophylliens, effectuent la synthèse des protéides à partir de l'ammoniaque et des nitrates.

On admet généralement que la protéogenèse s'effectue à partir de l'ammoniaque qui, en se combinant aux oses, formerait des acides aminés et des amides; ceux-ci se condenseraient ensuite pour donner des protéides. Si la protéogenèse est plus active à la lumière dans les plantes vertes, c'est vraisemblablement en raison du sucre formé par la photosynthèse et nécessaire à la formation des acides aminés et des amides. Il ne paraît donc pas que l'on puisse attribuer aux chloroplastes un rôle dans la synthèse des protéides analogue à celui qu'ils jouent dans celle des glucides. Il a été démontré par Godlewski et A. Meyer que la production des protéides dans les feuilles s'effectue aussi bien dans une atmosphère dépourvue d'anhydride carbonique, où la photosynthèse est, par conséquent, arrêtée, qu'en présence d'anhydride carbonique. D'ailleurs, on a vu que la production de protéides a lieu non seulement dans les chloroplastes, mais aussi dans les leucoplastes. Le rôle des plastes consisterait donc seulement à accumuler des protéides.

LES GRAINS LIPOÏDIQUES

On sait, depuis longtemps, que les plastes ont la propriété de former, dans leur intérieur, des granulations réfringentes et osmioréductrices qui présentent les caractères des lipides (Naegeli, Godlewski, A. Meyer, W. Schimper, Zimmermann). La présence de ces granulations dans les plastes est extrêmement fréquente, comme l'ont établi récemment les recherches de Buscalioni et de Guilliermond. Ce dernier a montré que ces granulations sont spécialement abondantes dans les Monocotylédones, notamment dans les feuilles et les fleurs d'Iris (fig. 261 à 264).

Dans les fleurs d'*Iris germanica*, elles apparaissent en quantité considérable dans tous les leucoplastes des cellules des diverses pièces du bourgeon floral : ceux-ci, qui sont tous à l'état de chondriocontes, se remplissent de nombreuses granulations lipoïdiques très réfringentes qui déterminent leur épaississement. Dans les cellules du mésophylle, ces granulations disparaissent peu à peu au moment où les chondriocontes se transforment en chloroplastes. Dans les cellules épidermiques des sépales, des pétales et des stigmates, elles disparaissent au moment où les leucoplastes élaborent de l'amidon et se transforment en chromoplastes. Elles persistent, cependant, jusqu'à la dégénérescence, dans les leucoplastes de l'épiderme de l'anthère, dans les chromoplastes des poils des sépales, et dans les leucoplastes de l'assise nourricière de pollen (fig. 263). Ces mêmes granulations apparaissent également, en grande quantité, dans les leucoplastes des jeunes feuilles,

puis disparaissent au moment de la formation de l'amidon, c'est-à-dire dans les feuilles encore très jeunes, pour réapparaître ensuite, mais en moindre quantité, à certaines phases du développement ultérieur de la feuille. Dans certaines espèces d'*Iris*, tous les plastes renferment, à tous les stades de leur développement, une quantité considérable de petites granulations

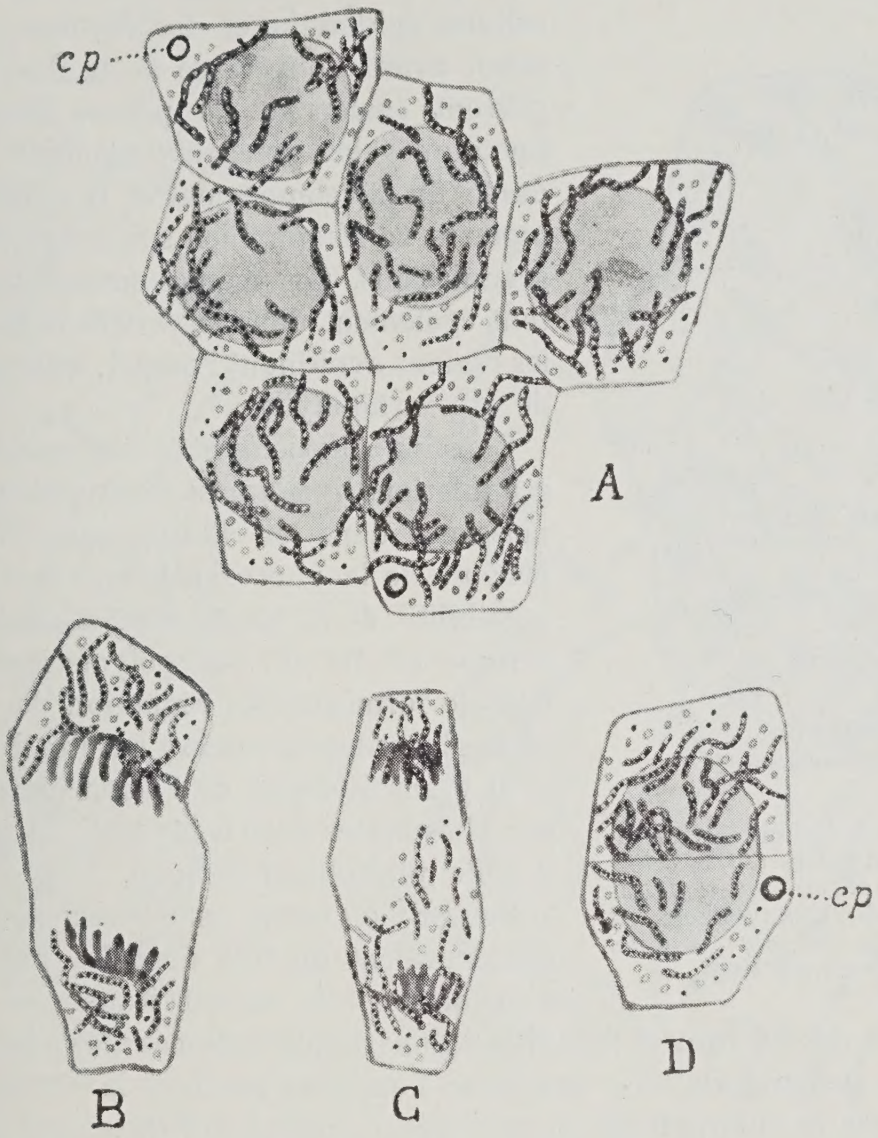


FIG. 261. — Cellules épidermiques d'un très jeune pétale d'*Iris* de Florence, observées sur le vivant : on y voit des chondriocontes remplis de globules lipoïdiques et des mitochondries. — *c p*, corpuscules de composé phénolique. Les fig. B, C, D, montrent des stades de mitose (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

lipoïdiques qui leur donnent l'apparence de plastes élaborateurs de graisses ou *oléoplastes*.

En tout cas, même dans les cas où, comme dans la fleur d'*Iris germanica*, ces granulations disparaissent en presque totalité au moment de l'apparition de l'amidon et des pigments, ils se reforment toujours, en plus grande abondance encore qu'au début, au moment de la dégénérescence ; à ce moment, les plastes apparaissent criblés de granulations lipoïdiques ; puis leurs

contours perdent leur netteté et, finalement, le plaste se résorbe, ne laissant à sa place que ses granulations lipoïdiques, qui se fusionnent pour constituer de gros globules dans lesquels se dissolvent la xanthophylle ou la chlorophylle si le plaste est pigmenté. Il se produit donc une véritable dégénérescence lipoïdique du plaste.

Dans le bourgeon floral de Tulipe (variété jaune), les leucoplastes des cellules épidermiques des sépales et des pétales, avant l'ouverture de la fleur, se remplissent également de petites granulations lipoïdiques qui persistent pendant toute la durée du développement et il semble que le pigment xanthophyllien soit localisé dans ces granulations. Ces mêmes granulations existent également dans la variété blanche, dans les régions avoisinant l'onglet, qui renferment de la xanthophylle.

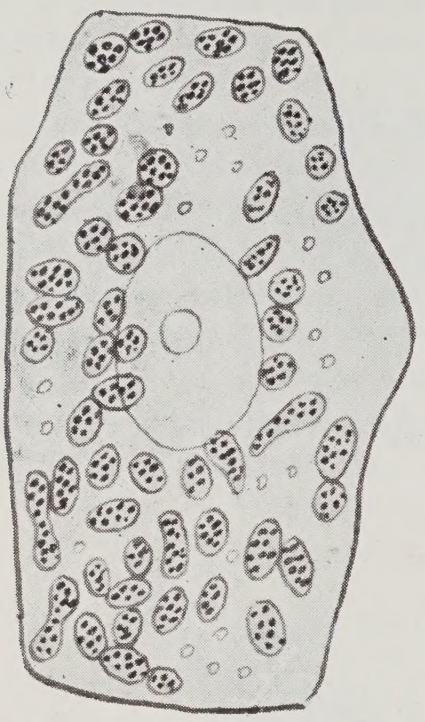


Fig. 262. — Cellule épidermique d'un pétale d'*Iris belgica* avec chromoplastes contenant des granulations lipoïdiques (*in vivo*; d'après Guilliermond, 1919).

Certains physiologistes ont considéré ces granulations lipoïdiques, lorsqu'elles prennent naissance dans les chloroplastes, comme un produit de la photosynthèse. On a admis la possibilité de la production d'aldéhyde glycérique $C^3\ H^6\ O^3$, par polymérisation d'aldéhyde formique. La réduction de cet aldéhyde glycérique donnerait ensuite du glycérol et il y aurait union de l'acide phosphorique des phosphates avec le glycérol et formation d'acide phospho-glycérique.

Pour Buscalioni, ces granulations lipoïdiques auraient un rôle dans les phénomènes d'oxydation : le savant italien, se fondant sur le rôle des substances lipoïdiques dans les phénomènes d'oxydation, suppose que ces granulations fixeraient l'oxygène pendant la décomposition de CO^2 par la chlorophylle et serviraient ensuite indirectement à la production des pigments xanthophylliens ou carotiniens qui, d'après Lubimenko et Monteverde, se formeraient par oxydation des dérivés de la chlorophylle. Buscalioni pense également que ces granulations lipoïdiques pourraient avoir un rôle dans les phénomènes respiratoires. Enfin, il envisage l'idée que, dans certains cas, elles représenteraient un produit transitoire de l'assimilation chlorophyllienne, notamment dans les plantes qui ne forment pas d'amidon.

Arthur Meyer a exprimé une toute autre opinion. Selon lui, les granulations d'apparence lipoïdique qui se forment dans les plastes ne seraient pas des lipides ; elles correspondraient à l'α-β hexylène-aldéhyde que l'on retrouve dans les produits de distillation des feuilles. Elles ne se rencontreraient que dans les chloroplastes et ne se formeraient qu'à la lumière. Elles représenteraient un produit de la photosynthèse, mais un

produit de déchet qui émigrerait du plaste dans le cytoplasme où il resterait inutilisé, A. Meyer a donné à ces formations élaborées par les plastes, le nom d'« *Autoplastenskret* », et celui de « *Mesekret* » à des granulations de même nature, qu'il retrouve dans le cytoplasme, et qu'il considère comme

Fig. 263. — 1, Cellule de l'assise nourricière du pollen d'*Iris germanica* avec plastes en forme de chondricontes remplis de granulations lipoïdiques (Ggr). — 2, Divers types de plastes remplis de granulations lipoïdiques (fixation par le liquide de Meves, contenant de l'acide osmique et coloration par la fuchsine acide) ; les chondriosomes sont colorés en rouge, les granulations lipoïdiques en noir ; d'après Guilliermond, 1919).

les mêmes produits détachés des plastes qui leur ont donné naissance.

Les recherches de Guilliermond et de Mangenot ont démontré que ces granulations présentent tous les caractères des graisses phosphorées (coloration au Soudan, au scarlach, dissolution par les solvants des lipides, coloration par la méthode préconisée par Dietrich pour la détection des graisses phosphorées, etc.) et que, par contre, elles n'offrent pas la réaction,

des aldéhydes avec le réactif de Schiff. Ces granulations sont donc bien de nature lipoïdique. De plus, elles n'ont aucune relation directe avec la photosynthèse, car elles se forment aussi bien dans les leucoplastes et les chromoplastes que dans les chloroplastes. Elles n'ont, enfin, aucune relation avec les granulations de même nature qu'on trouve dans le cytoplasme ; elles sont surtout abondantes dans les cellules jeunes, et elles apparaissent et disparaissent dans les plastes selon les différentes phases du développement des cellules. Tous ces faits ne sont donc pas conciliables avec la théorie de A. MEYER.

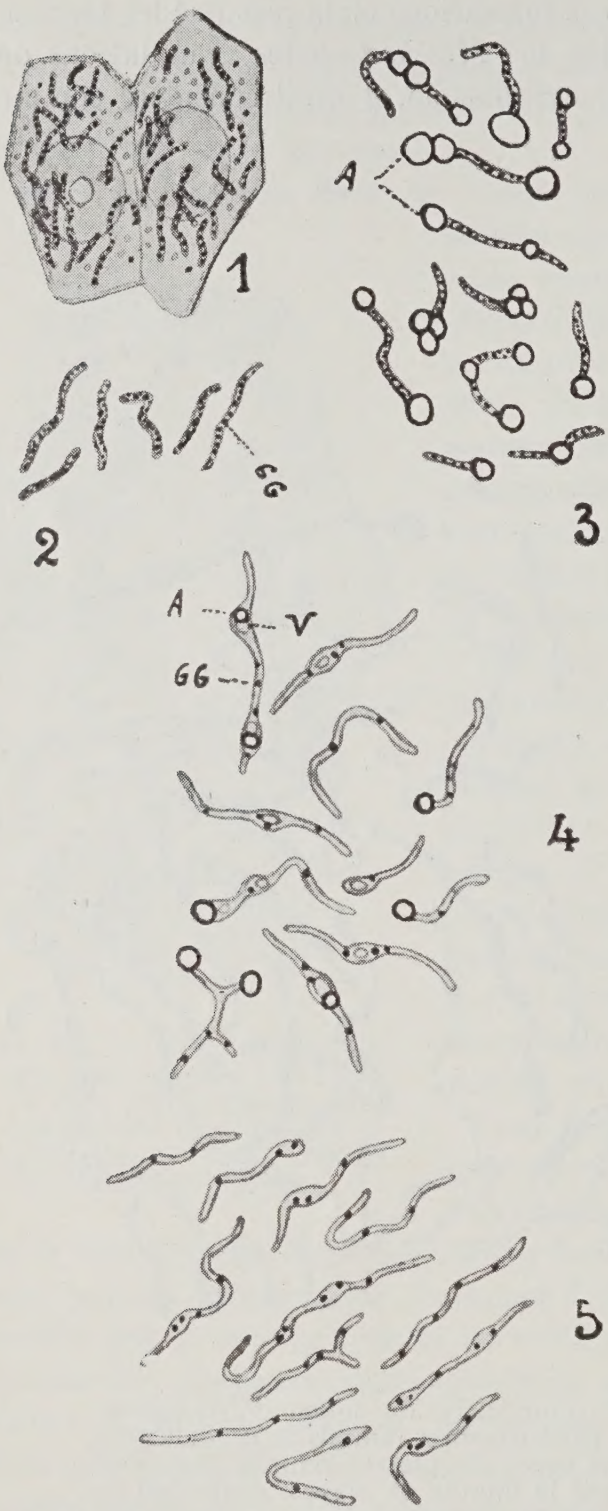


FIG. 264. — Evolution des leucoplastes dans les cellules épidermiques de la feuille d'*Iris pallida*. — 1, cellules de feuilles très jeunes avec leucoplastes (chondriocontes) contenant des granulations lipoïdiques ; — 2, mêmes leucoplastes à un plus fort grossissement : GG, globules lipoïdiques. — 3, leucoplastes à un stade ultérieur, au moment de la formation de grains d'amidon (A). — 4, résorption de l'amidon et diminution du nombre des granulations lipoïdiques. — 5, leucoplastes d'une feuille adulte, ne contenant plus d'amidon et ne renfermant que quelques granulations lipoïdiques (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

Il resterait à préciser la signification de ces granulations. Il ne semble pas exister de relations directes entre elles et les pigments carotinoïdes, car elles sont loin de se retrouver dans tous les plastes qui élaborent ces pigments et, d'ailleurs, elles peuvent persister après la formation de ceux-ci. Il ne semble pas possible, pour des raisons analogues, de les considérer comme des produits intermédiaires de l'activité des plastes et d'admettre, par exemple, qu'elles fourniraient une matière aux dépens de laquelle s'édifieraient l'amidon. On pourrait se demander si elles ne représentent pas des lécithines, car leur évolution correspond assez bien avec le cycle des lécithines mis en évidence par STOKLASA. On sait en effet que, d'après ce savant, les lécithines sont un produit du fonctionnement des feuilles, au même titre que l'amidon, et que, d'autre part, ils se transportent des feuilles dans la fleur, où ils s'accumulent

dans la corolle (qui devient alors un organe de réserve de lécithines), puis émigrent dans les étamines et se localisent surtout dans le pollen. Mais, étant donné que ces granulations apparaissent non seulement dans les cellules des organes jeunes, mais encore pendant la dégénérescence, Guilliermond a été amené à les considérer plutôt comme le résultat d'une séparation des lipoïdes du complexe lipo-protéique qui constitue le plaste, c'est-à-dire comme une sorte de démasquage des lipoïdes (lipophanérose) qui se produirait dans certaines conditions. Ce processus se produirait avec une grande intensité à la fin du développement, avant la dégénérescence des plastes. Cette opinion a été admise par Nadson qui a obtenu, dans les leucoplastes des cellules épidermiques des écailles d'*Allium Cepa*, la production de granulations lipoïdiques semblables sous l'action des rayons X, puis par Beauverie qui a été amené à constater la fréquence de la dégénérescence lipoïdique des plastes dans diverses maladies des plantes.

Toutefois, il n'y a peut-être pas lieu de généraliser cette manière de voir et il n'est pas impossible que les lipides puissent représenter, dans certains cas, des produits de la photosynthèse.

PRODUITS LOCALISÉS DANS LES VACUOLES

On a pu localiser dans les vacuoles des substances extrêmement diverses, variables d'une espèce à l'autre et même, dans une seule espèce, d'une race ou d'une variété à l'autre, variables aussi suivant les organes d'une même plante. Dans chaque cas particulier, la vacuole se présente ainsi comme une dissolution aqueuse, ou un mélange, à base d'eau, de produits plus ou moins nombreux et différents. Afin de donner une idée des substances que l'on peut ainsi rencontrer dans les vacuoles, on étudiera, en les classant d'après le groupe chimique auquel ils appartiennent, les principaux produits jusqu'à présent localisés d'une manière précise à l'intérieur de ces inclusions. On envisagera successivement les sels minéraux, les acides organiques et leurs sels, les glucides (oses, holo- et hétérosides), les tanoïdes, les pigments flavoniques et anthocyaniques, les composés du groupe de l'anthraquinone, les alcaloïdes, les protéides et la métachromatine.

SELS MINÉRAUX

Ils peuvent être localisés cytologiquement avec précision par deux procédés : ou bien, ils sont en assez grande quantité pour précipiter dans le suc vacuolaire, sous forme de cristaux plus ou moins caractéristiques, soit normalement, soit lorsqu'on déshydrate la vacuole par plasmolyse ; ou bien, ils sont susceptibles d'être décelés *in situ* par des réactifs n'altérant pas l'architecture cellulaire. D'autre part, il faut remarquer que le liquide d'expres-

sion de certains tissus à très grandes vacuoles correspond sensiblement au suc vacuolaire ; les sels que l'on y peut déceler étaient donc très propablement, *in vivo*, des composants du mélange vacuolaire. Mais les sels dont l'existence a été jusqu'à présent reconnue par l'une ou l'autre de ces méthodes sont encore relativement peu nombreux et il faut reconnaître que, dans un grand nombre de cas, les indications microchimiques relatives à la présence, dans la cellule, de tel ou tel ion minéral n'ont pas de signification cytologique précise : on ne peut savoir, le plus souvent, en effet, en raison, des troubles résultant de l'intervention du réactif, s'il s'agit d'une localisation dans la vacuole ou dans le cytoplasma.

Les sels observés avec certitude dans des vacuoles sont des sels d'halogènes (chlorures, iodures), des phosphates, des nitrates, enfin des sulfates.

Sels d'halogènes. — *Les chlorures* ont été recherchés dans les cellules végétales par divers procédés ; un des meilleurs paraît être celui indiqué par Macallum : en présence de chlorures, une solution de nitrate d'argent au 1/10e, additionnée d'acide nitrique, donne lieu à la formation de chlorure d'argent insoluble, bientôt transformé en sous-chlorure par l'action de la lumière. Macallum a ainsi reconnu l'absence générale de chlorures dans les noyaux des cellules animales et végétales, ainsi que dans les chloroplastes de *Tulipa*, *Spirogyra* et *Zygnema*, la présence fréquente de ces sels, au contraire, dans le « cytoplasma », c'est-à-dire, très vraisemblablement, dans le suc vacuolaire.

Les plantes *terrestres* sont généralement pauvres en chlorures ; ces derniers se trouvent à l'état de chlorures de sodium ou de potassium (Schimper) ; c'est parmi les représentants de certaines familles, telles que les Urticacées, les Chénopodiacées, les Tamaricacées, les Malvacées, les Ombellifères, les Composées, que l'on trouve les espèces les moins pauvres (familles « chlorophiles »), tandis que d'autres groupes (Algues d'eau douce, Lichens, Mousses, Betulacées, Rosacées, Orchidacées, etc...) paraissent être « chlorophobes ».

Les plantes *désertiques*, *maritimes* ou *marines* sont au contraire, riches en chlorure de sodium (plantes *halophiles*) ; c'est à la présence de ce sel, dissous en grande quantité dans le suc vacuolaire, que les cellules des Végétaux désertiques (*Zizyphus*, *Peganum*, etc...) devraient, d'après Fitting, leur énorme pression osmotique.

Il faut, enfin, signaler que, selon Molisch, le latex de certaines Euphorbiacées (*Euphorbia*, *Pedilanthus*, *Jatropha*, etc...), Apocynacées (*Nerium*), Moracées (*Brosimum*), et de quelques autres plantes, serait particulièrement riche en chlorures.

Les iodures existent à l'état dissous dans le suc vacuolaire de nombreuses Algues marines (Rhodophycées à ioduques, *Laminaria*, *Fucus*, etc...) ; c'est à la présence de ces sels que correspond, en grande partie au moins, la richesse en iode de ces plantes. La localisation des iodures dans le suc vacuolaire est possible, ici, d'une manière particulièrement précise et *in vivo* ; les dissolutions de bleu de crésyl réagissent, en effet, sur les dissolutions d'iodures, comme l'a montré Mangenot, avec formation de cristaux rouges ou violacés insolubles, cristaux d'autant mieux formés que la solution

d'iodures est plus diluée. Or, en colorant vitalement, par du bleu de crésyl, de Rhodophycées à ioduques, ou des coupes de *Laminaria* ou de *Fucus*, on constate que, dans toutes les cellules, ou dans certaines cellules seulement, la

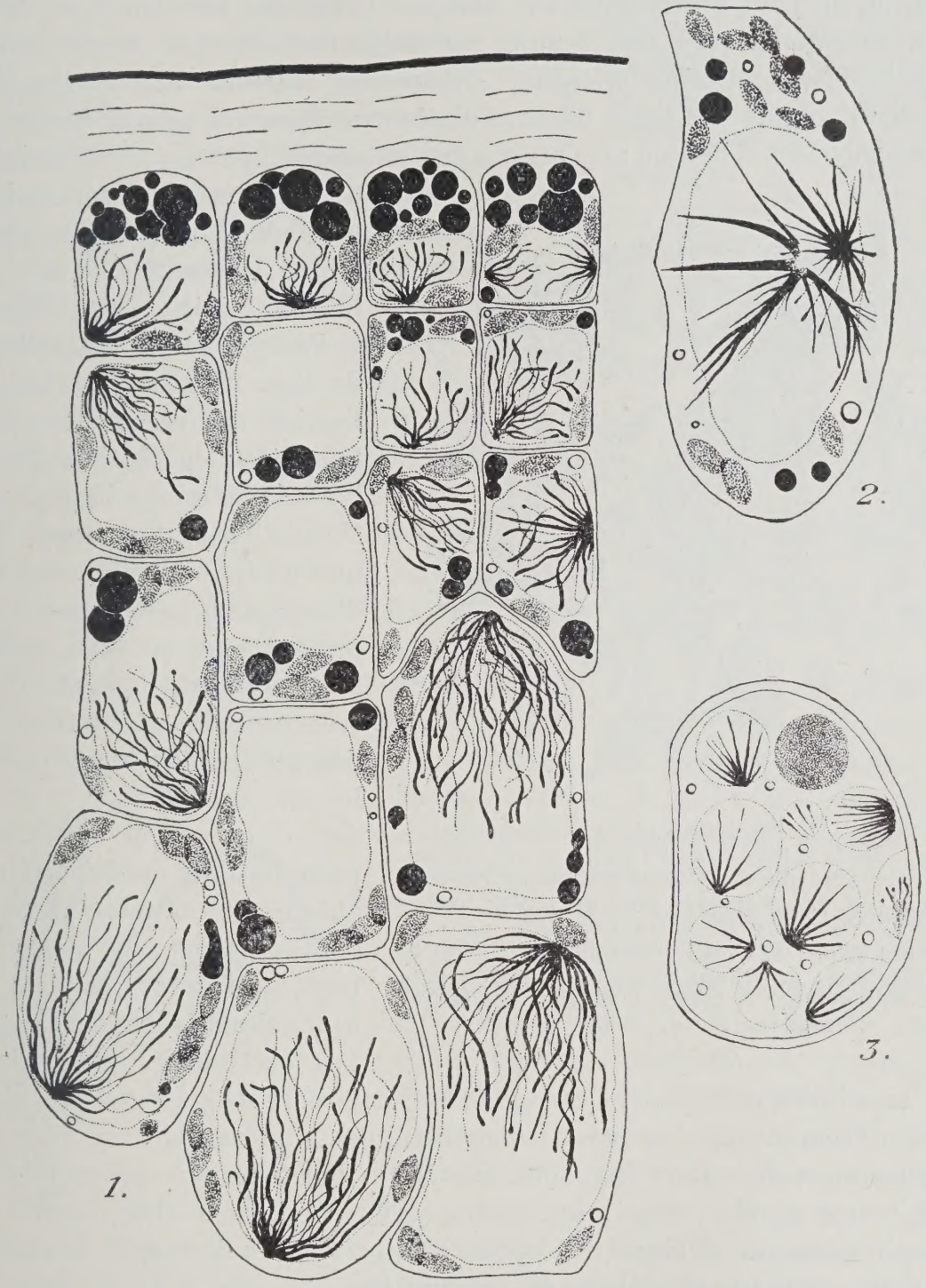


FIG. 265. — Localisation des iodures par le bleu de crésyl, dans le stipe de *Laminaria flexicaulis*. — 1, groupe de cellules épidermiques et sous-épidermiques : la grande vacuole de ces cellules contient un bouquet de longs cristaux flexueux colorés en rouge ; dans le revêtement cytoplasmique de chaque cellule, on distingue des phéoplastes (en gris), des vacuoles tanoïdiques (= « grains de fucosane » : en noir), des globules graisseux (délimités par un cercle noir). — 2, cellule profonde de l'écorce (mêmes indications que pour 1). — 3, extrémité d'une hyphe de la région médullaire ; dans chacune des nombreuses petites vacuoles, on distingue un bouquet de cristaux ; une de ces vacuoles (figurée en gris uniforme), toutefois, est restée uniformément colorée en violet par le bleu de crésyl et n'a pas encore formé de cristaux ; dans le cytoplasme,on aperçoit des globules graisseux (d'après MANGENOT, 1927).

vacuole, d'abord uniformément teintée de violet, se décolore en même temps qu'apparaissent en son sein un ou plusieurs bouquets de cristaux rouges caractéristiques (fig. 265).

Enfin, on peut dès maintenant indiquer le cas des *bromuques*, ou inclusions caractéristiques des cellules spéciales de certaines Algues rouges (*Antithamnion*, *Antithamnionella*, *Ceramium*), cellules que SAUVAGEAU considère comme des lieux d'accumulation du *brome*, sous une forme chimique encore mal définie ; les bromuques paraissent, par un certain nombre de caractères qui seront indiqués plus loin (p. 633), représenter la vacuole de ces cellules spéciales.

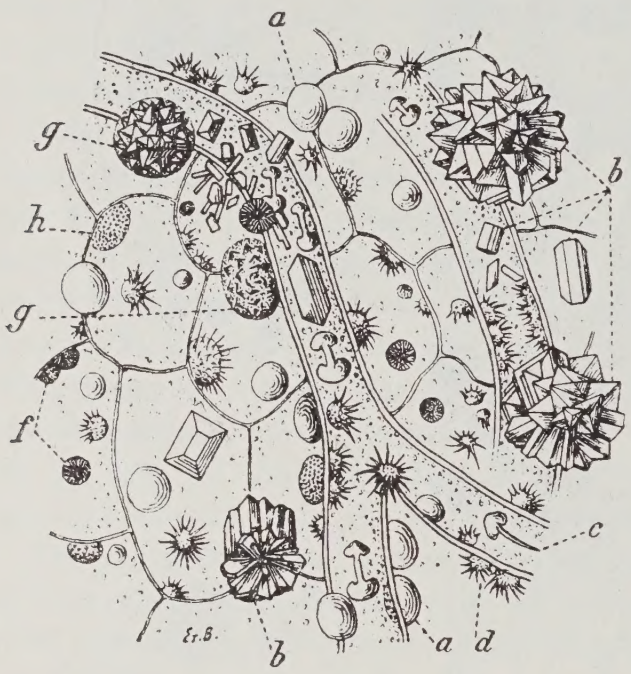


FIG. 266. — Parenchyme d'*Euphorbia cœrulescens*, après séjour dans l'alcool ; *a*, sphéroïdes encore amorphes de malophosphate de calcium ; *d*, *f*. sphéroïdes plus ou moins nettement cristallins de malophosphate de calcium ; *g*, *h*, *Id.*, avec indices plus nets de cristallisation ; *b*, sphérocristaux de malate neutre de calcium ; *c*, grains d'amidon des laticifères (d'après BELZUNG, 1900).

Phosphates. — On sait peu de choses concernant la localisation des phosphates dans la cellule ; les solutions de molybdate d'ammoniaque, réactif de l'ion phosphorique (formation de phosphomolybdate d'ammoniaque insoluble), se prêtent mal, en effet, à l'observation cytologique. Il est très probable, toutefois, que des phosphates existent dans le suc vacuolaire. On en est certain en ce qui concerne le phosphate de calcium ; divers auteurs, notamment HANSEN, déterminaient, en déshydratant, par l'alcool, les vacuoles de quelques plantes (Euphorbes cactiformes; Asclépiadacées cactiformes: *Stapelia*, *Ceropegia* ; Marattiacées : *Angiopteris*, *Marattia*), la formation de sphérocristaux peu réfringents présentant les réactions du phosphate de chaux (fig. 266). BELZUNG, qui a soumis ces sphérocristaux à une étude précise, a montré qu'ils sont, en réalité, formés de malophosphate de calcium (Euphorbes cactiformes) ou de malate de calcium pur (Cf. p. 580) ; le phosphate de calcium, très peu soluble dans l'eau pure, serait ainsi, chez les plantes grasses, maintenu à l'état dissous grâce à l'acide malique.

Nitrates. — Les nitrates, sous forme de nitrates de calcium et de potassium (salpêtre), existent chez tous les Végétaux verts et sont très abondants chez certains d'entre eux (plantes nitrophiles). Il est difficile de localiser cytologiquement ces sels, parce que leurs réactifs microchimiques comportent tous la présence d'acides (diphénylamine ou brucine + SO^4H^2 concentré ; cinchonamine + HCl ; nitron + CH^3COOH) destructeurs de l'architecture

cellulaire. Toutefois, on peut assurer que le nitrate de potassium est souvent, sinon toujours, localisé dans les vacuoles ; BELZUNG l'a montré directement dans les plantules de Courge (*Cucurbita Pepo*) qui contiennent ce sel en abondance ; il suffit de déshydrater par le glycérol les vacuoles de ces plantules pour y faire apparaître de nombreux cristaux prismatiques, incolores, devenant bleus foncés sous l'action de la solution sulfurique de diphénylamine (réaction de Molisch, caractéristique des nitrates).

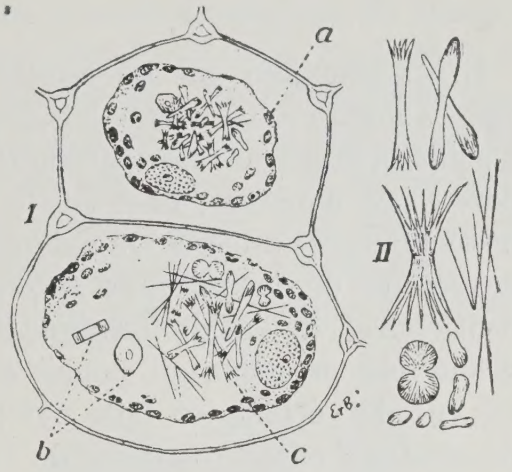


FIG. 267. — Parenchyme de l'hypocotyle de *Lupinus luteus*, après séjour dans le glycérol concentré. — I. *a*, protoplasma contracté; *b*, tablettes d'oxalate de calcium ; *c*, aiguilles de sulfate de calcium précipitées par déshydratation du suc vacuolaire. — II. Dispositions diverses de ces aiguilles observées à un fort grossissement (d'après BELZUNG, 1900).

Sulfates. — Il n'est pas douteux que les vacuoles contiennent souvent des sulfates. BELZUNG a mis en évidence du sulfate de potassium dans le liquide d'expression des plantules de *Lupinus albus* ; dans celles de *Lupinus luteus*, le même savant a fait précipiter le sulfate de calcium, sous forme de cristaux aciculaires, libres ou groupés en pinceau, à l'intérieur des vacuoles, en déshydratant celles-ci par le glycérol (fig. 267). Le sulfate de calcium, ou gypse, est très peu soluble ; lorsque sa concentration, dans le suc de certaines vacuoles, dépasse le taux de saturation, il précipite naturellement. Chacune des vacuoles apicales des cellules de *Closterium* (fig. 268) contient de nombreux cristaux de gypse, agités de mouvements dont FREY a récemment montré, dans une intéressante étude, la complexité ; beaucoup d'autres Desmidiacées paraissent, d'ailleurs, contenir des vacuoles gypsifères analogues (LAPORTE). Les « paillettes scintillantes » signalées par LAPICQUE dans le protoplasma des *Spirogyra* et dont MANGENOT a indiqué la nature cristalline, seraient, d'après P. DANGEARD et CHADEFAUD, de petits cristaux de gypse formés dans la vacuole et susceptibles d'être ensuite captés par le cytoplasma. Enfin, on a signalé (Cf. MOLISCH, 1921), chez de nombreuses plantes supérieures, la présence de cristaux de sulfate de calcium, sans donner d'indications précises quant à leur localisation.

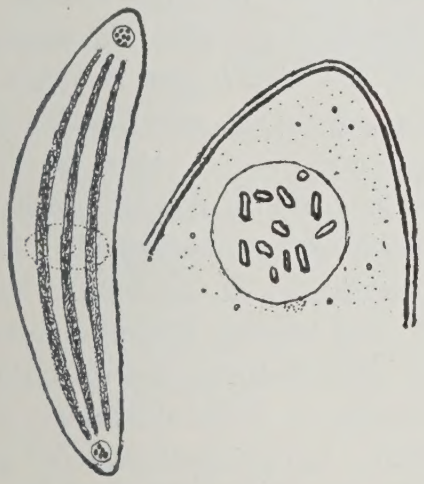


FIG. 268. — *Closterium Ehrenbergii*. A gauche, la cellule entière avec les deux vacuoles gypsifères apicales. A droite, une vacuole à gypse observée à un fort grossissement.

ACIDES ORGANIQUES ET LEURS SELS.

Il est probable que les cellules de certains organes contiennent, dans leurs vacuoles, des acides organiques libres ; la présence d'acide citrique, d'acide malique, d'acide tartrique, dans le suc de nombreux péricarpes ne paraît pas douteuse, bien qu'elle n'ait pas été prouvée par des réactions histochimiques précises.On assure que le suc vacuolaire des poils des Orties, des feuilles de *Sempervivum tectorum*, d'*Abies pectinata*, et d'autres plantes, contiendrait de l'acide formique libre ; mais il ne semble pas que la preuve d'une telle assertion ait jamais été apportée et les tentatives de Molisch en vue de vérifier ces faits par l'emploi du nitrate de cérium (formation de cristaux caractéristiques de formiate de cérium) n'ont abouti qu'à des résultats négatifs.

La présence, dans les vacuoles, de sels d'acides organiques paraît extrêmement générale.

Ce sont d'abord, des *sels solubles*, tels que les malate et malophosphate de calcium, étudiés par Belzung chez les Euphorbes cactiformes ; lorsqu'on déshydrate, par l'alcool, la vacuole, le malate se dépose sous forme de cristaux ou de sphérocristaux réfringents, le malophosphate à l'état de sphéroïdes, d'abord amorphes, puis d'apparence sphérocristalline, toujours non réfringents (fig. 266). Les oxalate acide ou tartrate acide de potassium ou de sodium sont, chez certaines plantes, d'importants composants dissous du suc vacuolaire ; le tartrate acide de potassium existe dans les Raisins ; l'oxalate acide de potassium (sel d'Oseille) existe en plus ou moins grande abondance chez les *Rumex*, les *Rheum*, les *Oxalis*, les *Begonia* ; l'oxalate acide de sodium se trouve dans le parenchyme des *Salsola* et *Salicornia* ; l'un et l'autre sels sont évidemment dissous dans le suc vacuolaire. Dans cet ordre de faits, on doit à Chadefaud d'intéressantes observations sur la localisation de l'oxalate acide de potassium chez les Algues brunes du genre *Desmarestia* (*D. Dudresnayi* et *D. aculeata*) ; ces plantes, parfois appelées « Oseilles de mer », contiennent d'importantes quantités de ce sel ; or, en traitant certaines de leurs cellules par du chlorure de calcium, de manière à précipiter l'oxalate à l'état d'oxalate de calcium insoluble, on voit apparaître les cristaux caractéristiques de ce sel *dans des vacuoles spécialisées*, nettement distinctes, *in vivo*, des autres vacuoles, par l'extrême réfringence de leur contenu.

Enfin, les vacuoles renferment, très fréquemment, un sel organique *insoluble* : l'oxalate de calcium. Il faut, d'abord, remarquer que l'insolubilité de ce sel n'est peut-être pas absolue ; d'après Belzung, l'oxalate de calcium serait, en effet, dans certains cas, partiellement ou même totalement (cotylédons de *Lupinus albus*) maintenu en dissolution dans le suc vacuolaire, grâce à sa combinaison avec des acides libres également présents dans ce dernier (*citroxalate* ou *oxoxalate de calcium*).

Sous sa forme cristallisée insoluble, l'oxalate de calcium est extrême-

ment répandu chez les Végétaux verts et chez les Champignons, inférieurs ou supérieurs ; il est particulièrement abondant chez certaines espèces, telles que *Corticium calcareum* (DE BARY), et chez les Phallacées (sphérocristaux d'oxalate de calcium de *Mutinus caninus* décrits par DE BARY : fig. 269, *9* ; hyphes à oxalate d'*Ithyphallus impudicus*, VAN BAMBEKE).

L'oxalate de calcium est généralement localisé dans des cellules spéciales, dites *cellules oxalifères*, isolées dans les parenchymes, ou, parfois, dans les poils épidermiques ; chez les Ptéridophytes, cependant, il se trouve souvent répandu dans toutes les cellules de certains tissus. Il se présente à l'état de cristaux dont les formes et les dispositions sont très variées.

Chez de nombreuses plantes, on trouve deux sortes de cellules à oxalate.

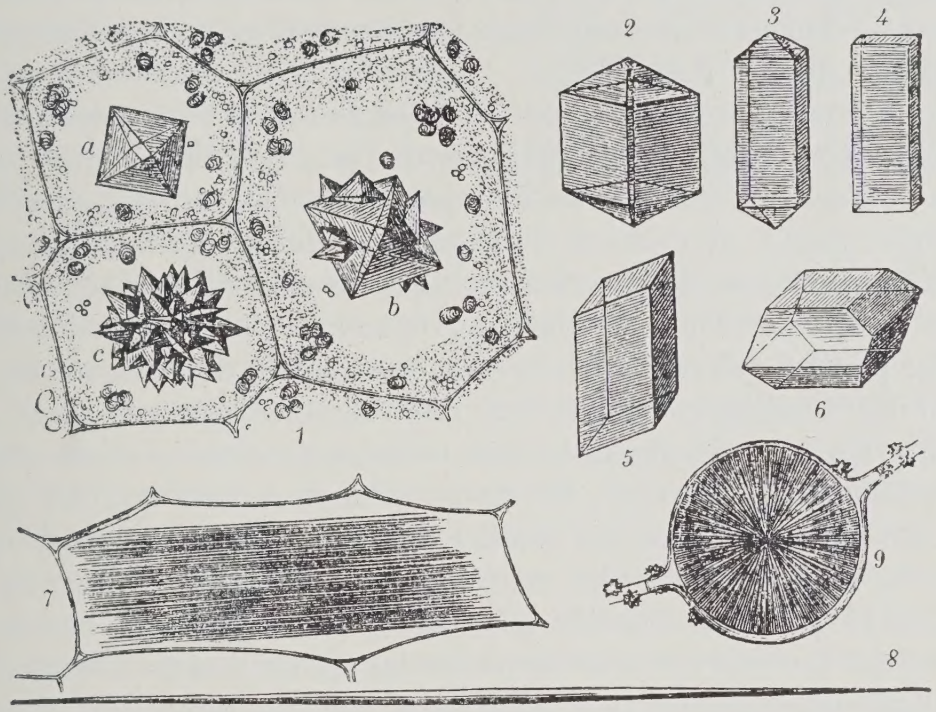


FIG. 269. — Formes principales de l'oxalate de calcium chez les Végétaux. — 1, cellules parenchymateuses du pétiole de *Begonia manicata* ; *a*, octaèdre simple ; *b*, octaèdre avec pointements d'octaèdres plus petits ; *c*, mâcle en « oursin ». — 2, et 3 prismes quadratiques, avec pointements d'octaèdre, de la feuille d'*Allium Cepa*. — 4, prisme isolé. — 5, prisme oblique de la feuille d'*Aesculus Hippocastanum*. — 6, forme dérivée de 5. — 7, raphides de la feuille d'*Aloe socotrina*. — 8, raphide isolé. — 9, sphérocristal d'un filament mycélien de *Mutinus caninus*, et petits « oursins » (d'après BELZUNG, 1900).

Les unes renferment un seu cristal octaédrique de ce sel (feuilles de Citronnier, pétiole de *Begonia*, par exemple). D'autres contiennent de nombreux cristaux du même type, mais soudés par leur partie moyenne, leurs extrémités restant libres, de manière à former une seule masse globuleuse, hérissée de pointes : ils constituent une mâcle. Ces cristaux octaédriques, isolés ou maclés (*cristaux en oursins*), sont cristallisés dans le système quadratique ; ils représenteraient de l'oxalate de calcium trihydraté ($C^2\,O^4\,Ca + 3\,H^2O$).

Chez beaucoup d'autres plantes (Liliacées et quelques autres Monocotylédones), les cristaux d'oxalate sont des prismes allongés. Le plus souvent,

ils affectent la forme d'aiguilles acérées, très fines, très longues, appelées *raphides* (fig. 269, *7* et *8*), presque toujours réunies en grand nombre dans une même cellule et alignées suivant des plans parallèles, en un faisceau régulier. Les raphides sont toujours enrobés dans du mucilage qui, par sa grande viscosité, maintient la cohésion de leur faisceau. Ces cristaux prismatiques, isolés ou groupés, appartiennent au système monoclinique ; ils représenteraient de l'oxalate de calcium monohydraté ($C^2\,O^4\,Ca + H^2\,O$) ou bien, suivant l'interprétation récente de Pfeiffer, de l'oxalate acide de calcium : $(C^2\,H^2\,O^4)^2\,Ca$. Chez d'autres plantes, enfin, les cellules à oxalate renferment une multitude de petits cristaux, agités de mouvements browniens et formant dans la vacuole un poussière cristalline ; ces cristaux appartiennent également au système monoclinique et sont constitués par de l'oxalate monohydraté. On donne le nom de *cellules sableuses* aux cellules qui les renferment.

L'absence ou la présence et, parfois aussi, la forme des cristaux d'oxalate de calcium, sont assez caractéristiques de certains groupes. Ainsi les Bryophytes et quelques familles de Phanérogames (Cypéracées, Crucifères) ne renferment jamais de cristaux d'oxalate de calcium. Les cellules sableuses sont caractéristiques de diverses familles, notamment des Solanacées. Les cellules à raphides sont extrêmement répandues chez les Orchidacées et les Aracées, plantes qui renferment, en même temps, de l'oxalate en mâcles. Ce sont les cristaux en macles qui, d'une manière générale, sont les plus fréquents. En outre, la dimension des cristaux peut varier, dans une même espèce, suivant les organes, les tissus et même suivant l'état physiologique des cellules ; dans les branches à bois du Cerisier, par exemple, comme l'a montré Seyot, les mâcles d'oxalate sont volumineuses, tandis que, dans les branches à fruits, elles sont plus petites, mais beaucoup plus nombreuses. Les raisons pour lesquelles les cristaux apparaissent constamment, dans telle cellule, avec telle forme ou telle dimension, sont encore mal connues ; d'après Pfeiffer, toutefois, les cristaux monocliniques se forment en milieu acide et correspondraient à de l'oxalate acide de calcium, tandis que les cristaux quadratiques se déposeraient en milieu voisin de la neutralité et correspondraient à de l'oxalate neutre (1).

Wakker qui a étudié, pour la première fois, le mode de formation des cristaux d'oxalate de calcium, dans les Végétaux les plus divers, a montré que ce sel prend toujours naissance dans les vacuoles. Les cellules dans lesquelles se forment les cristaux d'oxalate de calcium épaississent et lignifient fréquemment leur membrane ; dans d'autres cas, celle-ci se charge de mucilage. Ces phénomènes s'effectuent en même temps qu'une dégénérescence, sorte de fonte progressive du cytoplasme et du noyau au cours de laquelle se constitue le cristal. Souvent, la paroi de la vacuole dans laquelle prend naissance le cristal s'inscrute de cellulose qui s'épaissit d'un côté jusqu'à venir se souder avec la membrane cellulaire ; puis une

1. On pourrait donc estimer, par la considération des cristaux d'oxalate, le pH des vacuoles dans lesquelles ils se sont formés (Small).

lignification intervient et le cristal, ou la mâcle, peuvent finir par être enkystés dans une membrane lignifiée, rattachée à la paroi cellulaire (fig. 270) ; ce dispositif, signalé par WITLIN, puis par TISON, peut être rapproché de celui que l'on observe dans certaines cellules à essence (Cf. p. 653). Ainsi, l'oxalate de calcium apparaît nettement comme un produit d'excrétion.

D'après SAMUELS, qui a étudié plus récemment la formation des cellules oxalifères, dans le parenchyme des pièces du périanthe d'*Anthurium scandens*, ces cellules sont de deux sortes : les unes renferment des cristaux polyédriques, les autres des raphides. Ce savant a montré que les cellules à raphides dérivent de la fusion de deux cellules voisines accompagnées d'une fusion nucléaire.

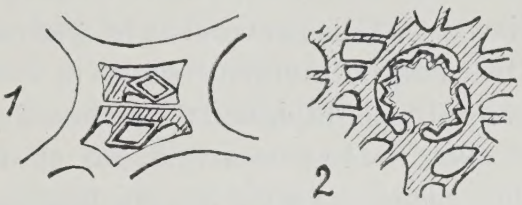


Fig. 270. — 1, cellule à oxalate du coussinet foliaire d'*Amorpha fruticosa* : le cristal d'oxalate est englobé dans un épaississement lignifié de la paroi. — 2, cellule à oxalate de la base du pétiole d'*Alnus glutinosa* : la mâcle est incluse dans une enveloppe ligneuse (hachurée), doublée d'un revêtement subéreux (trait noir) [d'après TISON, 1906].

On doit, enfin, à ROBYNS une étude sur les cellules à raphides d'*Hyacinthus orientalis*. L'auteur a constaté que, dans les cellules du périblème de la racine, il y a formation d'une vacuole centrale unique refoulant le cytoplasme et le noyau à la périphérie. Les raphides apparaissent d'emblée, au milieu de la vacuole ; ils s'entourent ensuite d'une couche de mucilage. ROBYNS insiste sur la présence, dans les cellules oxalifères, avant et après la formation des raphides, d'une tache cytoplasmique que les méthodes mitochondriales font apparaître homogène et dense et que les fixateurs acétiques résolvent en lamelles délimitant des alvéoles. Il rapproche cette formation de l'ergastoplasme et la considère comme en relation avec la fonction sécrétrice de la cellule. Mais il est très difficile de suivre l'auteur dans cette interprétation et, seule, l'observation vitale permettrait de se prononcer sur cette formation énigmatique.

GLUCIDES

Les glucides sont des composés ternaires qui ont comme caractère commun de présenter dans leurs molécules un certain nombre de fonctions alcool. Les glucides sont divisés en : 1° les *glucols* ou *alcools polyatomiques*, dont la molécule ne contient que des fonctions alcool ; 2° les *oses*, renfermant dans leur molécule, à côté de plusieurs fonctions alcool, d'autres groupements ; 3° les *osides*, résultant de la soudure de molécules d'oses, soit entre elles, soit avec d'autres composés organiques d'une tout autre nature.

Les osides sont, à leur tour, subdivisés en *holosides* formés par la soudure de plusieurs molécules d'oses exclusivement, et en *hétérosides*, constitués par

la soudure d'une ou plusieurs molécules d'oses avec une ou plusieurs molécules de composés organiques pouvant présenter les groupements fonctionnels les plus divers.

Glucols. — Parmi les glucols, nous signalerons le *sorbitol*, qui existe dans certaines Rosacées, l'*iditol* (fruit de Sorbier), le *dulcitol* (diverses Scrofulariacées et Célastracées) et le *mannitol* : ce dernier a été rencontré dans les Oléacées, notamment dans le Frêne, dans les Ombellifères, dans beaucoup de Champignons et chez les Algues brunes.

Oses. — Les oses (glucose et fructose) se rencontrent dans la plupart des vacuoles ; mais les glucides qui s'accumulent sous forme de réserves dans les vacuoles appartiennent, le plus souvent, aux holosides.

Holosides. — Parmi les holosides, il y a lieu de distinguer les *holosides simples* formés par la soudure de deux, trois ou quatre molécules d'oses et que l'on divise en di-, tri- ou tétraholosides et les *polyholosides*, constitués par la soudure d'un grand nombre de molécules d'oses.

Holosides simples. — Les holosides simples ont été classés en di-, tri- ou tétraholosides, selon qu'ils résultent de la soudure de 2, 3 ou 4 molécules d'oses. Ils sont très répandus dans les cellules végétales et se trouvent toujours à l'état de solution dans les vacuoles.

Parmi ces glucides, signalons un tétraholoside, de formule $C^{24}\ H^{42}\ O^{21}$, le *stachyose*, qui a été trouvé dans diverses espèces de Labiées et de Légumineuses, et un triholoside, $C^{18}\ H^{32}\ O^{16}$, le *raffinose*, qui coexiste avec le saccharose dans le tubercule de Betterave et que l'on rencontre dans quelques espèces de Légumineuses et de Composées. Parmi les diholosides, $C^{12}\ H^{22}\ O^{11}$, le plus répandu est le *saccharose* ; le *maltose* l'est moins et le *lactose* est extrêmement rare. Par contre, le *tréhalose* a été rencontré dans beaucoup de Champignons (Bourquelot).Le saccharose est surtout abondant dans le tubercule de Betterave, dans la racine de Carotte, dans le bulbe d'Oignon et dans la moelle de Canne à sucre, de Sorgho à sucre et d'Érable à sucre. Le suc des tubercules de Betterave contient environ 15 % de saccharose, celui des tiges de Canne 17 à 18 %.

Il résulte des recherches de Leclerc du Sablon sur le bulbe d'Oignon et de celles, plus récentes, de H. Colin sur la Betterave, que le saccharose est apporté sous forme de glucose, dans les organes où il s'accumule. Dans la Betterave, par exemple, les dosages effectués ont permis de constater, dans la feuille, la présence d'un mélange de saccharose et de glucose. Ce mélange de glucides est transporté de la feuille au tubercule par le pétiole ; mais, au cours de sa migration, le saccharose est hydrolysé, en sorte que, dans le pétiole,le glucose devient prédominant ; puis,dès les premières assises cellulaires du tubercule, au collet, la presque totalité des oses est retransformée en saccharose. Ainsi, si l'on suppose que le premier glucide formé dans la feuille, par la photosynthèse, est le saccharose, il faut admettre qu'une partie de ce glucide est immédiatement hydrolysée ; puis l'hydrolyse continue au cours du transport de telle sorte que le saccharose qui s'accumule dans le tubercule provient, pour une faible part, du saccharose formé dans la feuille et, pour la plus grande part, de la condensation des oses

résultant de l'hydrolyse de ce sucre. Cette condensation se produit brusquement, dès l'arrivée des glucides dans le tubercule, qui apparaît ainsi comme doué de propriétés polymérisantes très actives.

Polyholosides : inuline et autres fructoholosides. — Les polyholosides sont groupés en *pentosides* et *hexosides*, suivant qu'ils résultent de la polymérisation de pentoses ou d'hexoses. Les pentosides sont localisés dans la membrane, et seuls nous intéressent ici les *hexosides* de formule $(C^6 H^{10} O^5)^n$. Ceux-ci se divisent en *glucoholosides*, *galactoholosides*, *mannoholosides* et *fructoholosides*, selon qu'ils résultent de la polymérisation de glucose, de galactose, de mannose ou de fructose ; les galactoholosides et mannoholosides sont aussi localisés dans les membranes et nous n'aurons à envisager ici que les glucoholosides et fructoholosides. Parmi les glucoholosides figurent l'amidon, produit de l'activité des plastes, dont il a déjà été question, le glycogène, produit localisé dans le cytoplasme, que nous étudierons plus loin, enfin les dextrines.

Les dextrines et les fructoholosides forment avec l'eau des solutions colloïdales et ne sont pas colorées par les réactifs iodés. Les dextrines ont été signalées dans un grand nombre de Végétaux ; mais il résulte des travaux de H. Colin et de ses élèves que les corps qui ont été pris pour tels, appartiennent au groupe des fructoholosides.

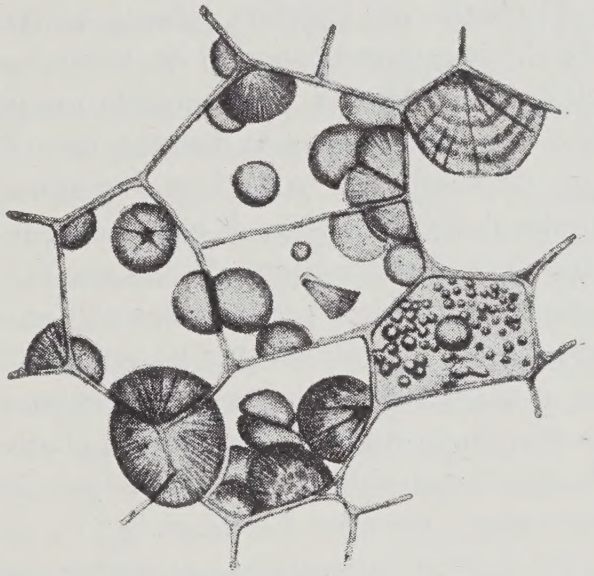


Fig. 271. — Sphérocristaux d'inuline dans les cellules parenchymateuses du tubercule de *Dahlia variabilis* : précipitation par l'alcool absolu (d'après Molisch, 1921).

De tous les fructoholosides, l'*inuline* est le mieux connu ; elle est très répandue chez les Composées, en particulier dans les tubercules de Dahlia et de Topinambour, ainsi que dans le rhizome de l'Aunée. Elle est dissoute dans le suc vacuolaire et peut être mise en évidence en traitant les cellules par le glycérol ou l'alcool ; elle précipite, en effet, sous l'influence de ces déshydratants : durant ce phénomène, l'inuline est généralement transportée dans le cytoplasme et c'est là, au contact des parois, qu'elle se dépose sous forme de sphérocristaux (fig. 271). Examinés en lumière polarisée, ceux-ci apparaissent biréfringents et présentent le phénomène de la croix noire. Lorsque la précipitation s'est faite lentement, on peut constater que les sphérocristaux ont une structure radiaire et sont constitués par un grand nombre d'aiguilles groupées autour d'un point généralement situé au niveau de la paroi cellulaire ; très souvent même, c'est autour d'un centre commun de cristallisation, placé sur une paroi mitoyenne que, dans des cellules contiguës, l'inuline vient se déposer. On distingue également, dans les sphérocristaux d'inuline, une

striation concentrique, correspondant aux différentes phases d'accroissement. Les caractères optiques des sphérocristaux d'inuline rappellent donc ceux des grains d'amidon.

L'inuline représente une forme de réserve glucidique comparable à l'amidon que, d'ailleurs, elle remplace à ce titre chez les plantes où elle existe. Pringsheim et ses collaborateurs considèrent l'inuline comme résultant de la polymérisation d'un trifructose, mais ce n'est là qu'une hypothèse et l'on ne sait, en réalité, quelle est la structure de sa molécule. On sait seulement que les acides et un ferment, l'*inulase*, extrait de diverses moisissures (*Sterigmatocystis nigra*, *Penicillium cupricum*), hydrolysent chaque molécule d'inuline en un grand nombre de molécules de fructose ; on a parfois signalé la formation, au cours de cette décomposition, de produits intermédiaires, entre l'inuline et le fructose et comparables aux dextrines, les *inulides* ; mais ce fait n'a pas été confirmé (H. Colin).

Il résulte des travaux récents de H. Colin et Belval et de H. Colin et de Cugnac que beaucoup de Végétaux appartenant aux Monocotylédones (Blé, Seigle, Avoine, Iris, Jacinthe) renferment, dans leurs vacuoles, d'autres fructoholosides, dont la formule est $(C^6\ H^{10}\ O^5)^n$, et qui diffèrent de l'inuline par de nombreux caractères physiques (solubilité, pouvoir rotatoire, poids moléculaire). Plusieurs de ces fructoholosides avaient été auparavant confondus avec des dextrines. Parmi ces fructoholosides, on citera la *lévosine*, le *graminoholoside*, le *triticoholoside*, l'*irisine*, la *scilline*. Tous ces fructoholosides sont hydrolysés par les acides, l'inulase et même, parfois, la sucrase, en nombreuses molécules de fructose et, de plus, pour certains d'entre ces corps, en quelques molécules de glucose. Il convient, enfin, de citer parmi les fructoholosides, la *laminarine* que l'on trouve dans les Algues brunes, spécialement, chez les Laminaires ; ce glucide, étudié par Kylin, Lapicque, Mme Gatin-Gruzewska, appartiendrait, selon les recherches récentes de P. Ricard, aux fructoholosides.

Les recherches de H. Colin sur certaines Composées (Topinambour, Dahlia, Aunée, Chicorée) ont montré, par des dosages de glucides dans les diverses parties de la plante, que, dans la feuille et le pétiole, il ne se forme pas d'inuline ; les glucides y sont représentés exclusivement par des sucres réducteurs, du saccharose et de l'amidon. Dans le Topinambour, ce n'est que lorsque les glucides arrivent dans la tige, que l'amylogenèse cesse brusquement et que se produit la condensation du saccharose et du réducteur en inuline qui s'accumule dans le bois et la moelle. Cette condensation est assez peu active au sommet de la tige et s'accentue à mesure que les glucides arrivent vers la base, pour devenir très intense dans les premières assises du tubercule. Dans les autres espèces, l'inuline n'apparaît même pas dans la tige aérienne, mais seulement dans le tubercule ou le rhizome. Ainsi, si l'on suppose que le saccharose est le premier glucide formé par la photosynthèse, il faut admettre qu'il s'hydrolyse partiellement, puis qu'une partie des produits de cette hydrolyse se condense pendant le transport de ces glucides sous forme d'amidon, et que, dans la tige ou tubercule, l'amylogenèse cesse et fait place à une

condensation du saccharose et de ses produits d'hydrolyse en inuline.

Hétérosides. — Les hétérosides (auxquels on réservait autrefois le nom de glucosides) sont des corps constitués par la soudure d'un ou plusieurs oses avec une ou plusieurs molécules d'un composé organique pouvant présenter les groupements fonctionnels les plus divers. L'hydrolyse des hétérosides libère les deux constituants, c'est-à-dire d'une part un sucre, de l'autre un composé organique pouvant appartenir à une famille chimique quelconque.

Le sucre qui entre dans la composition des hérérosides peut être un hexose (glucose, galactose, mannose, digitalose) ou un pentose (arabinose, rhamnose, xylose). Quant au constituant non glucidique, il est très fréquemment un composé phénolique (pigments flavoniques ou anthocyaniques, tannoïdes). Il peut être un alcool (alcool méthylique), une cétone (acétone), un nitrile (acide cyanhydrique), une aldéhyde aromatique. Exceptionnellement, il est représenté par un carbure d'hydrogène de la série des terpènes. Unique en son genre, jusqu'à ce jour, est le *floridoside*, seul composé glucidique de *Rhodymenia palmata*, formé de l'union d'une molécule de glycérol avec une molécule de galactose (Guéguen). Très rarement, enfin, l'hétéroside comprend un alcaloïde, comme dans le *solanoside*, principe toxique de nombreuses Solanacées, qui résulte de la combinaison d'un alcaloïde, la *solanine*, avec le glucose. Très souvent, il est représenté par un corps de nature encore indéterminée. C'est le cas des *saponosides*, groupe d'hétérosides dans lesquels entrent en combinaison un sucre (galactose, dextrose ou pentose) et des substances appelées *sapogénines*. Tel est le cas, aussi, du *digitaloside*, extrait de la Digitale pourpre dans la constitution duquel entrent un sucre (digitoxose) et une substance mal définie, la *digitoxigénine*. Enfin, l'hétéroside peut résulter de la combinaison, à un sucre, de deux substances différentes, comme dans l'*amygdaloside*, résultant de l'union au glucose de l'acide cyanhydrique et de l'aldéhyde benzoïque.

Les hétérosides sont extrêmement répandus dans les Végétaux supérieurs et il n'est peut-être pas une famille de Phanérogames dont les représentants ne possèdent pas d'hétérosides.

Les hétérosides sont très difficiles à déceler dans les tissus ; le plus souvent, on ne peut, en effet, les mettre en évidence que par des réactifs brutaux, tels que les acides concentrés qui déterminent une altération profonde des cellules. On a pu les localiser dans les tissus où ils se trouvent et constater qu'ils sont toujours accumulés, pour une même plante, dans des tissus déterminés (épiderme, endoderme, péricycle, rayons médullaires ou périphérie de la moelle). C'est ainsi, par exemple, que le sinigroside du Raifort est localisé, comme nous l'avons déjà dit, dans le parenchyme de l'écorce, du bois et de la moelle (Guignard : Cf. p. 505) ; le salicoside du *Salix alba* est localisé, dans la tige jeune, dans l'assise sous-épidermique, dans l'endoderme, les rayons médullaires et la région périphérique de la moelle et, dans la tige âgée, dans le phelloderme. Dans la feuille, il se trouve dans le collen-

chyme sous-épidermique et les cellules voisines des faisceaux libéro-ligneux de la nervure médiane (Goris).

Il est plus difficile de localiser l'hétéroside dans l'intérieur des cellules ; cependant, il y a des cas où l'on a pu le précipiter à l'intérieur de la cellule et constater qu'il se trouve toujours dans le suc vacuolaire. L'hespéridoside des Rutacées, par exemple,est précipitable par l'alcool ou le glycérol sous forme d'aiguilles groupées en volumineuses mâcles que l'on obtient dans les vacuoles. De même les vapeurs d'acide chlorhydrique insolubilisent dans les vacuoles, sous forme de nombreux cristaux, les hérétosides flavoniques.

On comprend, par la difficulté avec laquelle on arrive à localiser les hétérosides dans les cellules sans les altérer, que le mode de formation cytologique de ces composés soit encore très mal connu.Nous ne possédons, à ce sujet, qu'une seule observation, due à Politis. On avait, depuis longtemps, décrit, dans un certain nombre de Végétaux, sous le nom d'*amidon soluble*, une substance dissoute dans le suc vacuolaire et colorable en bleu par l'iode. Berger a pu extraire cette substance du *Saponaria officinalis* et a constaté qu'elle n'a rien de commun avec l'amidon, mais représente un hétéroside auquel il donna le nom de *saponarinoside*. Molisch a retrouvé cette substance dans une Hépatique (*Madotheca platyphylla*) et, plus récemment, Kozlowski l'a rencontrée dans *Mnium cuspidatum* et a pu la localiser dans la vacuole, où elle forme avec l'iode un précipité bleu sous forme de grains ou de minuscules cristaux en aiguilles. Politis a décelé ce même hétéroside dans deux Phanérogames : *Thymelæa hirsuta* et *Thymelæa Tartonraira*. Le saponarinoside est localisé, dans ces plantes, dans l'écorce, le liber et les rayons médullaires de la tige et des rameaux. Profitant de la réaction de cet hétéroside sur l'iode, Politis a pu étudier sa formation dans les jeunes cellules, en introduisant dans la préparation une goutte d'une solution d'iodure de potassium iodé. Il a constaté que le saponarinoside prend naissance dans des « chondriocontes » qui apparaissent colorés en bleu ; ceux-ci se gonflent peu à peu et se transforment en gros corpuscules qui s'introduisent dans les vacuoles. Le saponarinoside se formerait donc au sein des chondriosomes. Mais, étant donné ce que l'on sait de l'origine des vacuoles, il y a lieu d'admettre que les éléments décrits par l'auteur ne sont que des vacuoles filamenteuses semi-fluides, qui se gonflent et se transforment peu à peu en vacuoles liquides typiques ; et l'observation de Politis prouve seulement que le saponarinoside apparaît dès les premiers stades de l'évolution des vacuoles, comme nous verrons plus loin que cela se produit pour les alcaloïdes.

Les hétérosides constituent des produits d'accumulation des glucides au même titre que ceux dont nous avons parlé antérieurement. Il semble qu'ils disparaissent, au moins partiellement, au cours du développement. Les plantes contenant des hétérosides renferment toujours, en même temps, une diastase susceptible d'hydrolyser ces composés et de les dédoubler en leurs deux constituants : le sucre et la substance organique de fonction diverse. On peut donc penser que, si les hétérosides dis-

paraisssent en partie, c'est qu'ils sont hydrolysés par les diastases correspondantes. L'hexose peut alors être utilisé ; mais on ne sait pas ce que devient alors le constituant non glucidique. Cependant, on a vu que, très souvent, ces diastases sont localisées dans des cellules distinctes de celles qui renferment l'hétéroside, en sorte que l'hydrolyse de ce dernier est irréalisable (Cf. p. 505).

TANOIDES

Sous ce nom,on désigne des substances très différentes les unes des autres, mais qui présentent des propriétés générales communes permettant de les reconnaître facilement. Ce sont des substances présentant toujours plusieurs fonctions phénoliques, à réaction nettement acide, astringentes, qui ne cristallisent pas et sont toujours à l'état de solution colloïdale dans les vacuoles. Les tanoïdes sont insolubles dans l'eau, l'alcool et l'acétone et, le plus souvent, peu ou pas solubles dans l'éther. Ils sont précipités par les sels métalliques (cuivre, plomb, mercure) et par les alcaloïdes. Ils se colorent en rouge par le ferricyanure de potassium en présence d'ammoniaque. Ils produisent, avec les sels ferriques, des précipités colorés en bleu foncé ou en vert (encres). Les tanoïdes réduisent fortement l'acide osmique. Enfin, l'une de leurs propriétés les plus générales est de former, avec les protéides, des composés insolubles et imputrescibles : d'où leur emploi dans la préparation des peaux (tannerie).

Quand on les hydrolyse, par chauffage dans une solution d'acide minéral étendue, on constate le plus souvent parmi les produits de leur hydrolyse, la présence d'un ose. Dans certains tanoïdes, l'ose paraît lié au reste de la molécule tanique de la même manière qu'il est lié au constituant non glucidique dans les hétérosides ; ces tanoïdes sont alors des hétérosides ; au contraire, dans d'autres, l'ose paraît beaucoup plus intimement lié au reste de la molécule et n'en est séparé que très lentement par hydrolyse.

Il est très facile de déceler les tanoïdes dans les cellules. Ces corps donnent aux vacuoles qui les renferment une réfringence très supérieure à celle du cytoplasme, réfringence qui permet de les distinguer avec une grande netteté et de suivre toute leur évolution sans coloration vitale. Ils réduisent l'acide osmique, qui les précipite à l'état de corpuscules noirâtres. Les tanoïdes forment avec les colorants vitaux (rouge neutre, bleu de méthylène, etc...) des combinaisons qui déterminent leur précipitation dans le suc vacuolaire sous forme de corpuscules fortement colorés. Ils sont conservés par tous les fixateurs renfermant de l'acide chromique ou du bichromate de potassium, notamment par la méthode de Regaud, qui les précipite sous forme de corpuscules de teintes variant du jaune au brun et tout à fait caractéristiques.

Les tanoïdes sont extrêmement répandus dans la plupart des Végétaux chlorophylliens, au moins dans certains tissus et surtout chez les Phanéro-

games. Par contre, ils n'ont été que très rarement observés chez les Champignons. Leur présence est exceptionnelle chez les Animaux, où l'on ne connaît guère que les inclusions dites *chromaffines*, des cellules adrénalinogènes des Mammifères (l'adrénaline présente deux OH phénoliques libres) qui offrent les principales réactions des vacuoles à corps phénoliques que l'on trouve chez les Végétaux.

Les tanoïdes coexistent souvent, dans le suc vacuolaire, avec des hétérosides ou des alcaloïdes. Il semble résulter des travaux de E. Schmidt, Goris, Rosenthaler et Mosimann qu'ils peuvent même former des combinaisons avec les hétérosides et les alcaloïdes. C'est ainsi que Goris a pu isoler des graines de Kola un complexe de tanoïde et de caféine. D'autre part, les tanoïdes peuvent être accompagnés, dans les vacuoles, de substances mucilagineuses, dans certains fruits et dans l'écorce de Chêne, par exemple, (Lloyd, Clark, Griebel et Schaeffer, Tokugawa). Les recherches de Michel-Durand ont montré, d'ailleurs, que, dans la plupart des cas, l'acétone, qui est un excellent solvant des tanoïdes, ne permet d'extraire qu'une partie des tanoïdes des organes qui les contiennent. Dans d'autres cas, au contraire, comme dans les Spirogyres, le tanoïde est entièrement soluble dans l'acétone. Il semble que l'insolubilité partielle des tanoïdes de beaucoup de Végétaux dans l'acétone puisse s'expliquer par le fait que ceux-ci forment avec les mucilages un complexe qui modifie leur solubilité.

Les tanoïdes sont, soit répandus dans des tissus de grande étendue (parenchymes tanifères des galles, de nombreuses écorces, etc...), soit localisés dans des cellules spéciales, dites *cellules tanifères*, disséminées dans le parenchyme (Composées, Légumineuses). Chez les Légumineuses, ces cellules sont localisées dans le limbe, dans l'assise sous-épidermique du mésophylle ou dans les cellules profondes de ce tissu ; parfois, comme dans l'*Anthyllis*, elles existent à la fois dans l'assise sous-épidermique et dans les régions profondes du mésophylle. Dans le Sureau et la Ronce, les cellules tanifères sont disséminées dans la moelle. Dans le Rosier, enfin, les cellules tanifères sont également localisées dans la moelle : ce sont de petites cellules disposées en files entre les autres cellules du parenchyme, beaucoup plus grosses ; ces cellules se ramifient et s'anastomosent en réseau irrégulier entre les autres cellules du parenchyme. Les tanoïdes sont très répandus aussi dans la plupart des épidermes.

On a vu qu'il existe de nombreuses variétés de tanoïdes : dans certains genres, chaque espèce possède des tanoïdes qui lui sont propres. C'est ainsi que par la nature de leurs tanoïdes, A. Gautier a pu établir l'individualité chimique de diverses espèces de *Vitis* (Cf. p. 14). Mais les tanoïdes sont trop complexes pour qu'il soit possible, dans la plupart des cas, de préciser leur constitution chimique et la chimie de ces corps est encore très mal connue.

Toutefois, on peut distinguer, au moins provisoirement, deux sortes de tanoïdes : 1° les *tanoïdes galliques*, dont la distillation sèche aboutit

à la formation d'un triphénol, le pyrogallol ou acide pyrogallique. Ces tanoïdes se colorent en bleu foncé ou en noir par les sels ferriques ; ils ne précipitent pas avec l'eau bromée, et ne donnent pas de précipité rouge avec une solution étendue d'un acide minéral. 2° les *tanoïdes pyrocatéchiques ou phlobotanins*, dont la distillation sèche conduit à la naissance d'un diphénol, le pyrocatéchol ; en outre, ces tanoïdes pyrocatéchiques, tels que l'acide cachoutanique du cachou, libèrent, sous l'action de certains réactifs, un triphénol, le phloroglucinol. Les tanoïdes pyrocatéchiques se distinguent des précédents par la coloration vert foncé qu'ils prennent par les sels ferriques et par le fait qu'ils précipitent en jaune par l'eau bromée et en rouge par chauffage en solution étendue d'acide minéral. Dans une coupe d'un organe végétal contenant des tanoïdes, on peut aisément reconnaître si ces derniers sont galliques ou phlorogluciques en traitant la coupe par une solution de vanilline dans l'acide chlorhydrique ; les tanoïdes galliques restent incolores, tandis que les tanoïdes pyrocatéchiques produisent du phloroglucinol dont la présence se traduit par une coloration rouge vif.

Aux phlobotanins se rattachent les *phlobaphènes*, de Stähelin et Hofstetter, tanoïdes colorés en rouge et paraissant résulter de l'oxydation de tanoïdes incolores ; le rouge de cachou, le rouge de Tormentille, le rouge de Kino, et beaucoup d'autres matières colorantes végétales de même nuance, appartiennent à cette catégorie de substances. La connaissance des phlobaphènes est, d'ailleurs, très incomplète encore, car il n'existe aucune réaction microchimique propre à ces corps.

Les travaux de Guilliermond et de Pierre Dangeard ont montré que les tanoïdes apparaissent généralement dans les cellules très jeunes, dans lesquelles les vacuoles se trouvent sous forme d'éléments mitochondriformes. C'est ainsi, par exemple, que Pierre Dangeard a constaté que, dans la plantule de Pin maritime, les tanoïdes, qui n'existent pas dans l'embryon, apparaissent dans l'épiderme, dès les premiers stades de la germination, au sein des vacuoles qui dérivent de l'hydratation des grains d'aleurone : les grains d'aleurone, gonflés par hydratation, prennent la forme de filaments, puis de réseaux qui confluent ensuite en une grosse vacuole ; le tanoïde apparaît dès la formation du réseau. Les vacuoles tanifères, à quelque phase qu'elles soient de leur développement, se conservent admirablement quand on les traite par une solution d'acide osmique qui leur donne une superbe coloration noire. Elles apparaissent uniformément et intensément noircies, avec leurs aspects mitochondriformes, et, lorsqu'elles sont parvenues à la fin de leur évolution, elles montrent, dans leur intérieur, une grande quantité de granulations noires résultant de la précipitation des tanoïdes. Les fixateurs renfermant de l'acide osmique (liquide de Meves par exemple) produisent le même effet. Avec le liquide de Regaud, les vacuoles mitochondriformes apparaissent parfaitement conservées et uniformément colorées en jaune par le bichromate de potassium ; ce même réactif détermine, dans les vacuoles définitivement formées, le dépôt de précipités jaunes. Les vacuoles tanifères

prennent les colorants vitaux comme le font toutes les autres vacuoles : ces colorants donnent aux vacuoles mitochondriformes et déterminent, dans les vacuoles adultes, la précipitation des tanoïdes sous forme de granulations vivement colorées ; le rouge neutre leur confère une teinte rouge framboise, tandis que le bleu de crésyl leur donne une teinte bleue verte, nuance que ce colorant prend, *in vitro*, en présence de nombreux corps à fonction phénolique et de certains acides organiques.

Enfin, pour achever cette esquisse des dispositifs morphologiques présentés par les tanoïdes, on rappellera que ces derniers — et, surtout, semble-t-il, les tanoïdes pyrocatéchiques — sont souvent localisés *dans des vacuoles spécialisées* ; on a indiqué plus haut, en détail (Cf. p. 307), la diversité des aspects (« Inklusen », « grains de fucosane »,. etc...) auxquels peut donner lieu la présence, dans les cellules, de ces vacuoles tanifères spécialisées.

Les tanoïdes semblent tirer leur origine des transformations des glucides résultant de la photosynthèse, mais on ignore complètement le mécanisme de leur formation.

Les tanoïdes apparaissent comme des formes d'accumulation des substances organiques ternaires : on les trouve, en effet, accumulés en proportion parfois considérable dans le suc vacuolaire et ils sont, comme nous l'avons vu, nettement localisés dans les cellules particulières; mais on est très mal renseigné sur leur rôle.

Lutz,se fondant sur les travaux de Moureu et Dufraisse,qui ont montré que les composés phénoliques possèdent, à un haut degré, le pouvoir de s'opposer à l'oxydation des corps autoxydables, admet que les tanoïdes joueraient le rôle de substances freinatrices d'oxydations et accélératrices de réductions.

On connaît de nombreux cas dans lesquels les tanoïdes disparaissent des cellules où ils étaient accumulés et l'on a pensé que ces corps pourraient être oxydés et prendre part aux phénomènes respiratoires. Les recherches récentes de Michel-Durand ont montré que, dans la jeune plantule de Chêne, il existe deux sortes de tanoïdes: les uns, solubles dans l'acétone, disparaissent dans les plantules en inanition prolongée; ils semblent donc jouer, comme les sucres, un rôle d'aliment respiratoire ; les autres, insolubles dans l'acétone, peuvent être considérés comme des produits de déchet. Mais cette conclusion ne peut être généralisée: chez les jeunes Châtaigniers, dans lesquels on retrouve, cependant, des tanoïdes solubles et insolubles dans l'acétone, ces deux variétés de composés phénoliques paraissent se comporter comme des éléments de déchet. On peut donc se demander, avec Michel-Durand, si le rôle des tanoïdes ne serait pas aussi varié que leur nature chimique.

Ajoutons que certains auteurs admettent que les tanoïdes contribueraient à la formation des membranes. C'est ainsi que van Wisselingh a montré que, dans les Spirogyres, les tanoïdes, très abondants dans les gamètes, disparaissent à peu près complètement dans l'œuf, pendant l'épaississement

de la membrane. D'autre part, le même auteur a constaté que les tanoïdes diminuent à la fin de la division nucléaire, pendant que la cloison transversale se forme. En précipitant le tanoïde par une substance peu toxique, comme l'antipyrine, pendant la division cellulaire, le même auteur a montré que la division se poursuit normalement, mais qu'il ne se forme plus de cloison transversale séparant les deux cellules-filles. Chez les Végétaux supérieurs, on a signalé des faits du même ordre, et les phlobaphènes, notamment, formés dans les vacuoles, vont souvent secondairement imprégner les membranes.

D'autre part, selon DRABBLE et NIERENSTEIN, les tanoïdes pourraient servir, dans les plantes supérieures, à la formation des membranes subérifiées et, selon MOORE, ils participeraient aussi à l'élaboration de la ignine.

PIGMENTS FLAVONIQUES ET ANTHOCYANIQUES

Les pigments flavoniques et anthocyaniques sont à l'état de solution dans le suc vacuolaire. Ils présentent, comme nous le verrons plus loin, des caractères microchimiques dus à leur fonction phénolique, qui les rapprochent des tanoïdes et qui, souvent, les ont fait confondre avec ces derniers; mais ils diffèrent essentiellement des tanoïdes par le fait qu'ils sont de nature cristalloïde et non de nature colloïdale. Ces pigments sont extrêmement, répandus dans les Végétaux chlorophylliens, surtout chez les Angiospermes. On les trouve également chez beaucoup de Gymnospermes chez les Ptéridophytes et chez quelques Bryophytes. Par contre ils font défaut chez presque toutes les Algues, à l'exception de certaines espèces (*Mesotœnium*, *Ancylonema Nordenskjöldi*), et chez la plupart des Champignons.

Les pigments flavoniques sont des pigments jaunes qui se rencontrent dans beaucoup de cellules épidermiques et constituent même une sécrétion normale de ces cellules. Lorsque ces pigments sont contenus en grande abondance dans un tissu et quand les cellules de ce dernier ne contiennent pas d'autres pigments ou sont associés à de la xantophylle, le tissu apparaît avec une teinte nettement jaune. C'est ce qui a lieu dans les pétales de nombreuses fleurs (*Acacia*, *Monotropa*, *Verbascum*, poils d'*Iris germanica*). Mais, lorsque le pigment est en solution très étendue et quand d'autres pigments coexistent avec lui (pigments carotinoïdes ou chlorophylle), la faible teinte jaune due aux pigments flavoniques n'est pas perceptible ou se trouve masquée par ces derniers. C'est le cas des fleurs blanches qui, en réalité, renferment toujours des pigments flavoniques dont la couleur est trop faible pour être distincte, et de beaucoup de cellules épidermiques de feuilles et de tiges dans lesquelles le pigment est masqué par la chlorophylle.

Les pigments flavoniques sont des composés hétérocycliques ; ils

sont représentés soit par des flavonols, soit plus souvent encore, par des hétérosides de flavonols.

Ces pigments dérivent de la flavone qui, elle-même, est un dérivé de la pyrone et correspond à la β-phénylbenzo-pyrone. Les flavonols résultent du remplacement d'un certain nombre d'atomes d'hydrogène par des oxhydriles phénoliques (OH) dans l'un des deux ou dans les deux groupements soudés au noyau pyronique de la flavone. Les divers flavonols diffèrent entre eux par le nombre et par la position des fonctions phénoliques contenues dans leur molécule.

Tous les pigments jaunes flavoniques ont la propriété de se combiner aux acides et de former avec eux des sels d'oxonium par fixation de l'acide sur l'atome du noyau pyronique.

Les pigments anthocyaniques sont également localisés dans les cellules épidermiques. Ce sont des pigments de couleur brune, rouge, bleue ou violette, présentant les nuances les plus variées. C'est à eux qu'est due la couleur rouge de la plupart des fleurs rouges et de toutes les fleurs bleues ou violettes. Beaucoup de fruits doivent aussi leur couleur à des pigments anthocyaniques. Les pigments anthocyaniques se rencontrent également dans les jeunes feuilles et dans les régions de croissance des tiges d'un certain nombre de Végétaux (Rosier, *Ailanthus glandulosa*, Noyer, cotylédons de Ricin) et leur donnent une coloration rouge. Ce sont, enfin, ces mêmes pigments qui déterminent le rougissement automnal des feuilles (Vigne-vierge, etc.).

Les pigments anthocyaniques sont constitués par des anthocyanols, qui sont des corps cristallisables très voisins des flavonols. Comme ces derniers, ils forment des combinaisons avec les acides. A chaque flavonol peut correspondre un anthocyanol. Un anthocyanol diffère du flavonol correspondant par un atome d'oxygène en moins dans le noyau pyronique. On désigne sous le nom d'*anthocyanosides*, les anthocyanols qui sont à l'état d'hétérosides.

Les anthocyanols, libres ou à l'état d'hétérosides, sont généralement colorés en violet ; mais ils se comportent comme des bases vis-à-vis des acides et les sels d'oxonium qu'ils forment en se combinant avec les acides sont colorés en rouge. D'autre part, ils peuvent se comporter comme des acides vis-à-vis des bases fortes : on les trouve, par exemple, sous forme de combinaison potassique dans certaines fleurs ; ces combinaisons sont colorées en bleu.

La question de la genèse des pigments anthocyaniques a été longtemps discutée. On avait remarqué la présence d'oxydases dans les tissus où se forme l'anthocyane. D'autre part, on avait constaté que l'absence d'oxygène empêche la pigmentation et que les organes qui produisent de l'anthocyane absorbent plus d'oxygène que ceux qui n'en forment pas. S'appuyant sur ces données, la plupart des physiologistes admettaient que les pigments anthocyaniques dérivaient de l'oxydation d'un chromogène préexistant dans les vacuoles, d'autres supposaient qu'ils apparaissaient directement à l'état de pigment (Grafe). R. Combes avait émis l'hypothèse

qu'ils pourraient se former, selon les cas, ou directement, ou par transformation d'un chromogène préexistant dans la vacuole, ce qui a été confirmé ensuite, comme on le verra, par les recherches cytologiques de GUILLIERMOND.

Les recherches de R. COMBES montrèrent ensuite que les pigments anthocyaniques qui se forment, en grande abondance, dans les cellules épidermiques des feuilles d'*Ampelopsis hederacea*, en automne, sont précédés, en été, de composés incolores ou faiblement colorés en jaune et présentant les caractères des flavonols. Ce sont ceux-ci qui se transforment en automne en pigments anthocyaniques. Ces composés incolores sont insolubilisés et colorés en jaune, dans les vacuoles qui les renferment, par le réactif de Courtonne, tandis que ce même réactif donne aux pigments anthocyaniques une coloration verte.

L'étude chimique des composés incolores extraits des feuilles vertes d'été, a permis à l'auteur de constater que, soumis à l'action réductrice de l'hydrogène naissant, ils se transforment en un pigment rouge semblable à celui que l'on peut extraire des feuilles d'automne. R. COMBES fut donc amené à admettre que le pigment résulte, non pas de l'oxydation d'un chromogène, mais de la réduction des flavonols.

Ce résultat fut ensuite vérifié et complété par un certain nombre d'auteurs (WATSON et SENN, WILLSTAETTER et MALLISON, WILLSTAETTER et ZECHMEISTER, EVEREST, WILLSTAETTER et SCHMIDT, PRATT et ROBINSON, etc...) qui réalisèrent la synthèse de nombreux anthocyanols et purent établir la formule de constitution de ces pigments et leur rapport étroit avec les flavonols. Il fut ainsi démontré qu'un anthocyanol ne diffère du flavonol correspondant que par un atome d'oxygène de moins. La question de la constitution chimique et de l'origine des anthocyanols a donc acquis un grand degré de perfection. Un seul point reste encore obscur, c'est la nécessité de la présence d'oxygène constatée, par un grand nombre d'auteurs et par R. COMBES lui-même, pour l'apparition des pigments anthocyaniques. Pour expliquer cette nécessité, R. COMBES a formulé une hypothèse consistant à admettre que l'oxydation ne porte pas sur le prépigment de l'anthocyane, mais sur d'autres constituants de la cellule. Cette oxydation créerait un milieu réducteur et c'est sous cette action réductrice que se constitueraient les pigments anthocyaniques au dépens des flavonols ; ceux-ci se formeraient ainsi par un couple d'oxydo-réduction.

Du point de vue cytologique, les pigments flavoniques et anthocyaniques se reconnaissent dans les vacuoles par les réactions des composés phénoliques qu'ils présentent et qui les ont fait souvent confondre avec les tanoïdes ; mais ils ne sont pas, comme ces derniers, à l'état colloïdal. L'acide osmique leur donne une teinte grise ou noire, selon la concentration du pigment, sans précipitation, teinte qui disparaît au cours des manipulations nécessitées par les coupes à la paraffine, en sorte que, dans les préparations fixées par un mélange renfermant de l'acide osmique, la vacuole apparaît incolore. Le perchlorure de fer colore les pigments flavoniques et anthocyaniques en gris ou en noir. La liqueur de

Courtonne colore les pigments flavoniques en jaune vif et les pigments anthocyaniques en vert. Le bichromate de potassium ne les insolubilise pas, car, après fixation par la méthode de Regaud (mélange de bichromate de potassium et de formol), ils ne sont généralement pas conservés ; toutefois, dans certains cas où ils sont peut-être combinés à d'autres substances (mucilages ?), ils apparaissent sous forme de plages jaune pâle. On peut reconnaître facilement les flavonols dont la couleur est trop faible pour être perceptible, en traitant des cellules par les alcalis qui donnent immédiatement aux vacuoles une teinte jaune très accentuée, caractéristique des composés flavoniques.

Les pigments anthocyaniques se distinguent facilement des tanins, dans les cellules vivantes par le fait qu'ils ne donnent pas de précipités en présence des alcaloïdes et que l'acide osmique et le bichromate de potassium ne les précipitent pas non plus. Mais nous verrons plus loin que certains pigments flavoniques et anthocyaniques semblent former des complexes d'adsorption avec les tanins, complexes qui ne permettent plus de les distinguer de ces derniers.

Les pigments anthocyaniques peuvent, en effet, se présenter, dans les vacuoles, sous divers états et il y a lieu de distinguer plusieurs types de cellules à anthocyane.

Dans la majorité des fleurs et dans quelques feuilles, les pigments anthocyaniques sont à l'état de solution vraie dans les vacuoles, celles-ci étant dépourvues totalement de tanin ou n'en contenant que des traces (fleurs de Tulipe, de Glaïeul, de Myosotis, de Bleuet, etc.). Dans quelques cas, le pigment peut cristalliser partiellement dans le suc vacuolaire, soit sous forme de paquets de longues aiguilles enchevêtrées (fleurs de *Delphinium* et d'*Anagallis arvensis*, feuilles de Chou-rouge, etc...), soit sous forme de gros sphérocristaux au nombre de un par cellule (fleurs des Verveines cultivées).

Dans beaucoup de cas, le pigment coexiste dans la vacuole avec des tanins, que parfois il est possible de séparer de l'anthocyane par traitement par les alcaloïdes, notamment par une solution de caféine à 0,10 % qui détermine immédiatement la précipitation du tanin, sous forme de nombreuses granulations, d'abord incolores et animées de mouvements browniens qui, au bout d'un certain temps, adsorbent le pigment ; mais, fréquemment, le pigment paraît adsorbé par le tanin et constituer avec lui un complexe colloïdal d'adsorption (épidermes et poils sécréteurs des jeunes feuilles de Noyer, de Rosier, d'*Ailanthus glandulosa*, épidermes de l'axe hypocotylé et des cotylédons de Ricin, épidermes des pétales de Rose, de Pivoine, de *Pelargonium*, de *Trifolium pratense*, etc.). En ce cas, les vacuoles présentent une réfringence très accusée et paraissent renfermer un contenu d'une grande viscosité, qui les distingue des autres vacuoles à anthocyane qui sont généralement hyalines. En présence d'une solution de caféine à 0,10 %, le pigment se précipite d'abord partiellement ou totalement sous forme de granulations agitées de mouvements browniens. Le bichromate de potassium et l'acide osmique précipitent

également le pigment : l'un sous forme de granulations jaunes brunâtres, l'autre de granulations noires. Dans l'épiderme des pétales où le pigment est dans cet état, on observe, en outre, dans presque toutes les cellules, un énorme sphérocristal d'anthocyane ; le pigment est donc ici en partie adsorbé par le tanin, en partie cristallisé.

Un état spécial du pigment est réalisé dans certaines fleurs dans lesquelles l'anthocyane, au lieu d'être à l'état de solution dans le suc vacuolaire, se trouve localisée dans de volumineux corpuscules, généralement au nombre de un par cellule, et inclus dans la vacuole. Ces corps ont été décrits, pour la première fois, par Politis, dans les fleurs d'un certain nombre de Monocotylédones et Dicotylédones, sous le nom de *cyanoplastes* et considérés comme des plastes élaborateurs de pigments anthocyaniques, présentant les caractères microchimiques des tanins : d'abord incolores et inclus dans le cytoplasme, ces corps élaboreraient le pigment, puis émigreraient dans la vacuole où ils se dissoudraient. Plus récemment, Lippmaa a signalé des corps semblables dans les fleurs d'*Erythræa* et les tient pour des sphères mucilagineuses qu'il désigne sous le nom d'*anthocyanophores* ; celles-ci se formeraient dans la vacuole et adsorberaient le pigment.

Ces corps ont été l'objet d'une étude plus complète de Guilliermond dans la fleur d'*Iris germanica*. Dans l'épiderme des stigmates de cette fleur, où la pigmentation est tardive et ne se produit que dans les cellules déjà pourvues d'une seule et grosse vacuole, on rencontre, dans chaque cellule, un corps sphérique, volumineux, parfois de même dimension que le noyau et qui, par sa réfringence, rappelle un globule oléagineux. Ce corps, toujours intravacuolaire, d'abord incolore, prend bientôt une teinte violette, d'abord très pâle, qui s'accentue peu à peu et finit par devenir très intense ; dans la suite, le pigment, continuant à se former, envahit bientôt le suc vacuolaire auquel il donne une teinte moins marquée que celle des corps dont il vient d'être question. Peu de temps avant l'ouverture de la fleur, les corps chargés d'anthocyane finissent par se transformer en un amas confus et de forme irrégulière, constitué par une infinité de petits grains, puis se dissolvent dans le suc vacuolaire. On retrouve un corps analogue dans la plupart des cellules de l'épiderme des pièces florales : dans les parties blanches qui, en réalité, renferment des flavonols, mais trop faiblement colorés pour être perceptibles, ce corps reste constamment incolore (épiderme de l'anthère). Dans d'autres cellules, ce corps se colore : tantôt, alors, la pigmentation de ce corps précède celle du suc vacuolaire, tantôt elle s'opère en même temps que celle de ce dernier ; tantôt, enfin, le pigment reste exclusivement localisé dans ce corps. Ce corps se forme à un stade très précoce du développement de la fleur, dans les cellules où les vacuoles sont encore à l'état de filaments ; il apparaît, dans l'une des vacuoles filamenteuses, sous forme d'un petit grain de 1 μ environ, agité de mouvements browniens. Ce corps grossit peu à peu, jusqu'à égaler le volume du noyau ; puis, selon les régions où il se trouve, il reste incolore ou se pigmente. Dans les cellules des veinules bru-

nâtres de l'onglet des sépales et des pétales, où les vacuoles, encore à l'état filamenteux, forment un pigment rouge vineux, ce corps prend une teinte brune ; mais, en même temps, on voit se former, au cours de l'évolution des vacuoles, d'autres corps semblables, de toutes les dimensions, et qui apparaissent directement colorés en brun foncé, en sorte que, dans les cellules plus développées qui n'ont qu'une seule grosse vacuole, celle-ci renferme un grand nombre de corps bruns, dont les plus petits sont agités de mouvements browniens. Ces corps finissent toujours par se dissoudre dans la vacuole, après l'ouverture de la fleur.

Ces corps ne sont pas biréfringents et semblent formés par une substance visqueuse, facilement déformable. Ils se colorent vitalement, en rouge vif par le rouge neutre et en bleu pur par le bleu de crésyl. Ils sont très solubles dans les alcalis, même très dilués, le formol, l'alcool et les acides à une certaine cencentration, dans l'éther, le chloroforme, la benzine et l'eau bouillante, le réactif de Millon. Ils n'ont, par ailleurs, aucune des réactions des protéides, ni des lipoïdes et pas davantage celles des tanoïdes qui, semble-t-il, font défaut dans la fleur d'*Iris germanica*. Par contre, ils présentent, d'une manière plus ou moins nette, les caractères microchimiques des composés phénoliques. L'acide osmique leur donne une teinte brune, puis les dissout ; le perchlorure de fer les teint en brun verdâtre ; la liqueur de Courtonne leur donne une couleur verte ou jaune selon qu'ils renferment ou non des pigments anthocyaniques ; le bichromate de potassium leur confère une coloration jaune très pâle. Tous les fixateurs les dissolvent, sauf le liquide de Regaud, après action duquel on peut les colorer en noir par l'hématoxyline ferrique.

Les colorants vitaux et la plasmolyse font apparaître, par précipitation, de nombreux corps semblables dans des vacuoles qui n'en renfermaient qu'un seul. Il semble donc que ces corps résultent de la condensation partielle d'une substance colloïdale à l'état de pseudo-solution dans la vacuole et qui, une fois condensée, adsorberait le pigment. Les réactions microchimiques que nous venons d'indiquer ne permettent pas de préciser la nature chimique de cette substance et les caractères des composés phénoliques, caractères qu'elle présente plus ou moins, semblent tenir seulement au fait qu'elle adsorbe les flavonols ou les pigments anthocyaniques. Certaines réactions de ces corps seraient, néanmoins, favorables à l'hypothèse d'une substance mucilagineuse.

Il convient de rappeler ici que, dans les cellules qui forment des pigments anthocyaniques, il peut se produire assez souvent une spécialisation dans les vacuoles : on retrouve, par exemple, réunies, côte à côte, dans une même cellule, des vacuoles à anthocyane et d'autres dépourvues de ce pigment. C'est ainsi que les cellules épidermiques des feuilles et des bractées de *Canna* renferment toutes une grosse vacuole remplie d'anthocyane à l'état de solution, et dont une partie est cristallisée sous forme d'un ou deux gros sphérocristaux et une autre adsorbée par des granulations d'une matière colloïdale ; à côté de cette vacuole, se trouvent un certain nombre de petites vacuoles dépourvues de pigment. Nous avons vu que, dans

d'autres cas, on peut rencontrer, dans les mêmes cellules, deux catégories de vacuoles, les unes riches en tanin, les autres dépourvues de ce produit et qui, toutes deux, ont un pigment anthocyanique, mais de couleur différente : c'est le cas, par exemple, des pétales de Glycine, dans lesquelles on trouve une grosse vacuole centrale renfermant un pigment violet tirant sur le rouge, avec des tanins, et des vacuoles périphériques plus petites, dépourvues de tanin et à pigment violet tirant sur le bleu et partiellement cristallisé (cf p. 307 et fig. 164).

Le mode de formation cytologique des pigments anthocyaniques a été observé, pour la première fois, par GUILLIERMOND, dans les dents des jeunes folioles des Rosiers, dans les observations que nous avons déjà relatées (cf. p. 297) et qui ont été le point de départ de la notion de « vacuome » (P. A. DANGEARD). Certaines variétés de Rosiers ont des feuilles qui, pendant leur croissance, forment, dans toutes leurs cellules épidermiques, un pigment d'un rouge sombre. Ce pigment apparaît dès les premiers stades du développement de la feuille et, d'abord, dans les dents des jeunes folioles ; ensuite, il envahit toutes les cellules épidermiques du limbe.

Dans une feuille encore très jeune, les cellules épidermiques sont assez différenciées et pourvues déjà de grosses vacuoles en voie de confluence. Ces vacuoles renferment un contenu très réfringent formé par un mélange de tanoïdes et de flavonols. C'est dans ces vacuoles qu'apparaît, un peu plus tard, le pigment anthocyanique, par transformation des flavonols. Au stade où le limbe est encore dépourvu d'anthocyane, les dents en voie de formation sont déjà rouges. Si l'on observe une de ces dents, qui résultent d'une prolifération des cellules épidermiques du bord du limbe, on constate que sa pointe, c'est-à-dire la région de croissance, est occupée par des cellules renfermant de nombreuses et minuscules vacuoles filamenteuses qui présentent une très grande ressemblance avec des chondriosomes : ces vacuoles filamenteuses sont généralement incolores, réfringentes et remplies de tanoïdes et de flavonols ; un peu au-dessous, on voit ces vacuoles dans le même état, prendre une teinte rouge indiquant la présence d'anthocyane dans leur intérieur ; puis, vers la base, on assiste au gonflement et à la confluence de ces vacuoles, devenues de plus en plus rouges. Mais la pigmentation s'opère d'une manière très irrégulière et, souvent, on observe des dents encore très jeunes dont les vacuoles filamenteuses de l'extrémité sont déjà pigmentées. Dans les dents plus développées et dans lesquelles la croissance n'est pas achevée, on constate, d'ailleurs, que l'anthocyane apparaît presque toujours directement dans les vacuoles filamenteuses des cellules de l'extrémité.

On observe des phénomènes assez semblables dans les poils sécréteurs d'un certain nombre de feuilles (Noyer, *Ailanthus glandulosa*) et dans les cellules épidermiques de l'axe hypocotylé et des cotylédons de Ricin. Le pigment apparaît, à un stade très précoce, dans des vacuoles filamenteuses, et semble s'édifier de toutes pièces. Ces faits paraissent donc confirmer l'opinion de GRAFE et de R. COMBES, fondée sur des faits d'ordre biochi-

mique. Toutefois, il s'agit là de faits assez rares ; dans la majorité des cas, les pigments anthocyaniques sont précédés de la production de flavonols et résultent de la transformation de ces derniers. C'est ce qu'on observe dans la plupart des fleurs et des fruits, où la pigmentation s'effectue généralement plus ou moins tardivement, à un stade où les cellules sont déjà pourvues d'une unique et très grosse vacuole, remplie de flavonols que les alcalis mettent en évidence en leur donnant une coloration jaune caractéristique. Quant aux tanoïdes, ils peuvent coexister avec les flavonols, dès les stades les plus jeunes des vacuoles, ou bien faire complètement défaut. Ils n'ont donc pas de relation avec les pigments anthocyaniques ou n'ont avec eux que des relations lointaines (MASCRÉ, GUILLIERMOND).

AUTRES PIGMENTS A FONCTION PHÉNOLIQUE

A côté des pigments flavoniques et anthocyaniques, il convient de mentionner un certain nombre d'autres pigments à fonction phénolique, plus rares et que l'on rencontre exclusivement dans les vacuoles de certains Végétaux. Quelques-uns de ces pigments peuvent être à l'état d'hétérosides. Citons : 1° la *gentisénine*, du rhizome de Gentiane, pigment jaune dérivé de la xanthone par introduction dans sa molécule de radicaux OH ; 2° l'*alizarine* et la *purpurine* de la racine de Garance, l'*alkannine* de la racine d'*Alkanna tinctoria* et quelques autres pigments rouges ou jaunes que l'on rencontre dans certains Champignons, pigments dérivés de l'anthraquinone par introduction dans sa molécule de radicaux OH ; 3° l'*indigotine*, hétéroside résultant de la combinaison du glucose à l'indican, substance elle-même dérivée de l'indol par remplacement, dans son noyau pyrrol, d'un atome de H par un radical OH, et que l'on trouve dans diverses Légumineuses (*Indigofera*) et dans des représentants de quelques autres familles.

LIPIDES. — STÉRINOPLASTES.

On sait que les analyses chimiques effectuées sur les plantes ont montré l'extrême fréquence des stérides et des lécithines. Il semble que ces produits existent surtout à l'état de complexe dans le cytoplasme ; les plastes et les chondriosomes n'ont pas été, jusqu'à présent, mis en évidence par les méthodes histochimiques. Cependant, les recherches de M. MIRANDE ont fait connaître l'existence, dans les cellules épidermiques des écailles du bulbe de Lis blanc, de phytostérols localisés dans des corps arrondis et plus volumineux que le noyau, dépassant souvent 30 μ de diamètre (fig. 272). Ces corps, que MIRANDE désigne sous le nom de *stérinoplastes*, sont souvent isolés dans chaque cellule ; mais certaines cellules peuvent en contenir plusieurs, exceptionnellement jusqu'à dix ; ils sont constitués

par un corps central réfringent entouré par un *manteau*, plus ou moins épais et de réfringence moindre. Le corps central peut se présenter sous forme d'un unique globule ou être découpé en plusieurs lobes qui peuvent donner au manteau des formes irrégulières (fig. 273). Ces organites se colorent vitalement par le bleu de crésyl, le rouge neutre et le vert Janus, en présentant un centre plus coloré que la périphérie. Ils sont fixés par le formol et peuvent être colorés ensuite par les colorants basiques (vert de

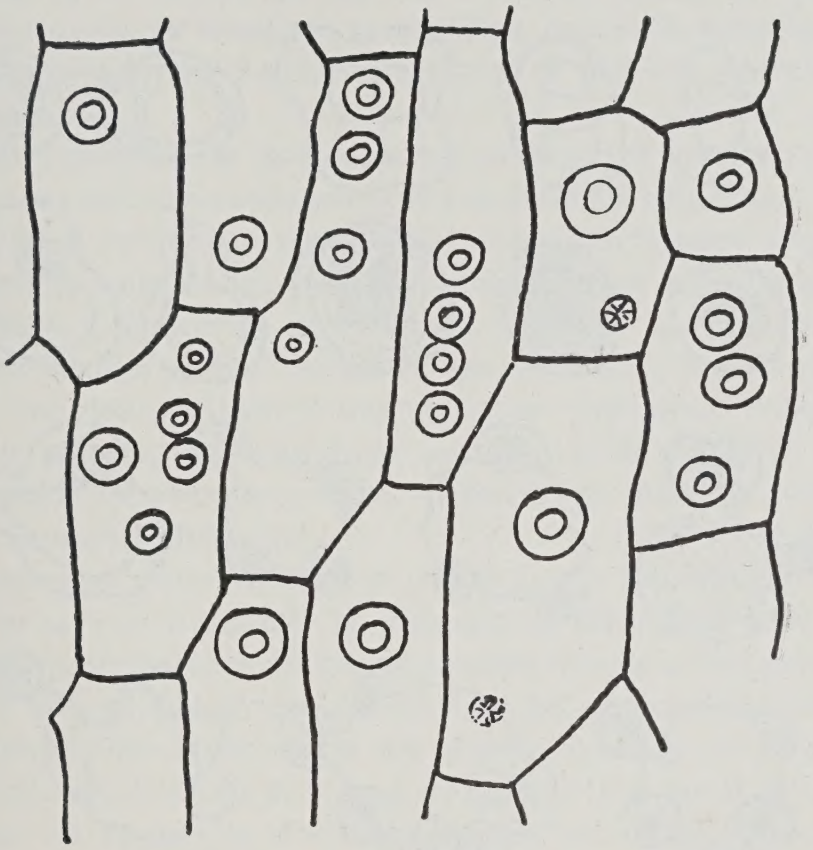


Fig. 272. — Stérinoplastes dans les cellules épidermiques des écailles du bulbe de Lis blanc ; *in vivo* (d'après M. Mirande, 1921).

méthyle, fuchsine), ainsi que par le rouge de ruthénium. Le corps central des stérinoplastes est soluble dans l'alcool, l'acide acétique, l'éther, le chloroforme, l'acétone et les acides concentrés. Il donne les réactions principales des stérides (réactions de Hesse, Burchard, Liebermann, Salkowski, Hirschsohn, Tschugajef) ; il est constitué par une solution lipoïde d'un phytostérol, que Mirande désigne sous le nom de *liliostérol*. Le manteau est constitué par une couche externe très mince, granuleuse et entièrement protégée, qui résiste aux solvants des lipoïdes, et une couche interne plus épaisse, de nature lipoïdique, englobant des granulations protéiques disposées en stries plus ou moins concentriques.

L'eau n'a pas d'action sur les stérinoplastes, mais, au voisinage de l'ébullition, elle provoque la transformation de leur corps central en grosses

boules, bourrées d'une fine poussière de cristaux qui, si l'ébullition se prolonge, dépassent les limites du manteau complètement rompu et arrivent à occuper une grande place dans la cellule.

Sous certaines influences inconnues, le corps central peut se transformer en un sphérocristal de fines aiguilles (fig. 273), s'il est tout d'une pièce, ou, en autant de sphérocristaux que de lobes s'il est lobé. En outre, le stérinoplaste peut opérer, sur la périphérie, un bourgeonnement multiple ;

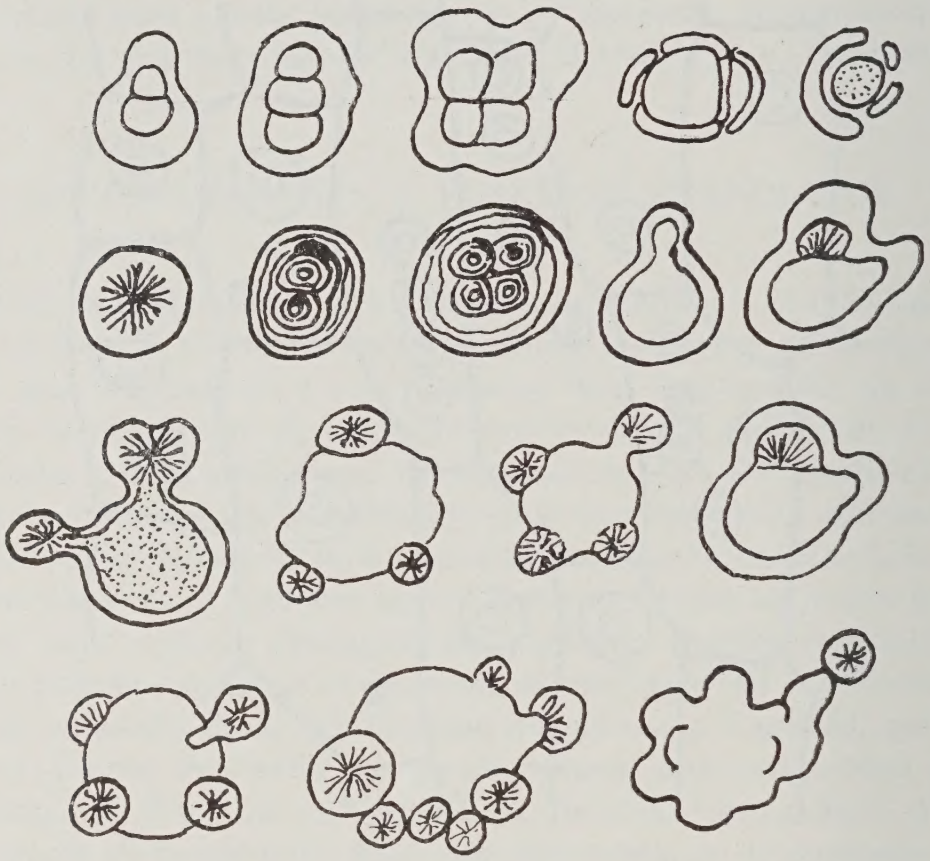


FIG. 273. — Divers aspects des stérinoplastes et formation de « calculs » à partir de ces éléments (d'après M. MIRANDE, 1921).

chaque bourgeon donne alors naissance à un sphérocristal susceptible de se détacher et d'émigrer dans la cellule. Le stérinoplaste expulse donc, hors de lui-même, de véritables calculs et l'on peut en voir jusqu'à 10 ou 12 l'entourant et encore attachés à lui (fig. 273). Cette expulsion de calculs de liliostérol par le stérinoplaste paraît due à une diminution du solvant du liliostérol qui se produirait sous certaines influences. Cette substance, qui tient en dissolution le liliostérol, serait soluble dans l'eau chaude, ce qui expliquerait que, lorsqu'elle est entraînée par l'ébullition, le liliostérol se dépose à 'état cristallin.

Les écailles, détachées du bulbe et desséchées, conservent leurs stérinoplastes : le corps central peut être amorphe ou prendre la structure d'un

sphérocristal. Le manteau prend, le plus souvent, une structure fibreuse, sous forme de fines stries parallèles, et, parfois, le stérinoplaste est transformé en un filament ténu de liliostérol enroulé transversalement en un peloton serré avec, au centre, une masse plus ou moins amorphe. En outre, les cellules épidermiques sont entièrement remplies par un bloc concrétionné de liliostérol affectant des formes très diverses : masses mamelonnées, comme formées de plusieurs boules irrégulières, intimement accolées; masses mésentéroïdes plus ou moins lobées ; d'autres fois, la masse est constituée pas un fin cheveu de liliostérol plus ou moins ondulé et frisé. Cette structure capillaire constitue la structure intime de tous ces amas et, lorsqu'elle n'apparaît pas directement, elle peut être décelée par l'action de l'eau bouillante.

En lumière polarisée, les stérinoplastes se révèlent amorphes ; les calculs produits par eux et les sphérocristaux en lesquels ils peuvent se transformer montrent toujours, au contraire, une biréfringence négative. Ils possèdent, comme tous les phytostérols, une structure presque analogue à celle des formes d'imbibition des cristaux liquides. Les liliostérols concrétionnés des écailles sèches accusent, au contraire, une biréfringence positive ; ils ont donc également une structure cristalline. L'aspect morphologique et les propriétés optiques des liliostérols montrent donc que ceux-ci se présentent sous deux états distincts qui doivent correspondre à des états chimiques différents.

Les stérinoplastes n'ont été trouvés par Mirande que dans le Lis blanc. Par contre, ce savant a constaté la présence de liliostérols concrétionnés, à biréfringence positive, dans un grand nombre d'espèces du genre *Lilium*. Le liliostrérol est contenu en dissolution dans les vacuoles des cellules épidermiques des écailles bulbaires et s'y dépose, souvent en grande abondance, en blocs concrétionnés de formes variables. Il apparaît de très bonne heure et, dans les épidermes d'écailles fraîches où le dépôt concrétionné n'est pas encore formé, l'action ménagée de l'eau chaude permet de provoquer sa formation. Dans le Lis Martagon, le liliostérol se dépose souvent en blocs plus ou moins sphériques, assez gros, qui, dans le glycérol, montrent instantanément la structure sphérocristalline, puis se résolvent en stries fibreuses concentriques.

Mirande distingue donc les stérinoplastes bulbaires du Lis blanc, qu'il regarde comme des organites cytoplasmiques, ayant pour rôle d'élaborer du liliostérol, des blocs concrétionnés apparaissant dans les écailles desséchées du même bulbe et se retrouvant dans toutes les espèces du genre *Lilium* qui, eux, seraient localisés dans les vacuoles. Mais il résulte des recherches de Miraton et Emberger que les stérinoplastes du Lis blanc sont eux-mêmes dans les vacuoles ; ils résultent d'une condensation de liliostérol et ne sont, par conséquent, pas assimilables à des plastes.

On ignore le rôle des phytostérols. Selon Mirande, le liliosté ol protégerait les écailles contre une dessiccation trop rapide.

Par ailleurs, les lipoïdes ne semblent se rencontrer que rarement dans

les vacuoles. Cependant on a signalé la présence, dans les vacuoles des Saprolégniacées, de petits corpuscules réfringents et osmioréducteurs qui se teignent faiblement par les colorants vitaux et qui pourraient avoir une constitution lipoïdique (GUILLIERMOND).

Nous verrons, d'autre part, que les grains d'aleurone renferment des phytines (globoïdes) ; ces phytines ont été également signalées dans les tubercules, rhizomes et bulbes de divers Végétaux.

ALCALOIDES

Les alcaloïdes sont des substances de constitution chimique très diverse, mais que réunit un ensemble de propriétés communes. Ce sont des composés organiques, constitués de carbone, d'hydrogène, d'azote et, en outre, le plus souvent, d'oxygène, et doués de propriétés basiques plus ou moins accentuées. Tous forment avec les acides des sels plus ou moins solubles. On les divise chimiquement, d'après le noyau organique dont ils dérivent, en plusieurs séries : 1° la *série dérivée du pyrrol*, avec l'atropine, la cocaïne ; 2° la *série dérivée de la pyridine*, avec la pipéridine, la nicotine, la spartéine, etc... 3° la *série dérivée de la quinoléine*, avec la quinine, la cinchonine, la morphine, la codéine, la thébaïne et la narcotine ; 4° la *série dérivée de la purine*, avec la théobromine et la caféine ; 5° la *série dérivée de la bétaïne*, avec la choline, la bétaïne, etc...

La plupart des alcaloïdes sont solides et non volatils ; les alcaloïdes non oxygénés (nicotine, spartéine, etc...), toutefois, sont liquides et volatils. Les alcaloïdes sont généralement insolubles dans l'eau et solubles dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, le benzène ; les sels d'alcaloïdes sont solubles dans l'eau et l'alcool, mais non dans l'éther, le chloroforme et le benzène.

En solution aqueuse,les alcaloïdes sont précipités par les réactifs suivants: iodure de potassium iodé, iodure de potassium et de mercure, iodure de potassium et de bismuth, iodure de potassium et de platine, ferrocyanure de potassium acétique, chlorure d'or, chlorure de platine, acide silico-tungstique, acide phosphomolybdique, acide phosphotungstique, acide picrique, tanin. Enfin, la plupart, des alcaloïdes exercent, sur l'organisme des Animaux, des actions physiologiques diverses toujours très intenses ; aussi sont-ils souvent des poisons très violents.

Les alcaloïdes sont extrêmement répandus chez les Phanérogames, surtout chez les Dicotylédones ; ils font défaut chez les Ptéridophytes, Bryophytes et Algues. On en rencontre dans quelques Champignons, notamment dans l'Ergot du Seigle, qui renferme l'ergotinine et l'ergotoxine, et sans doute aussi chez certains Champignons vénéneux du groupe des Basidiomycètes (*Amanita muscaria*).

Les alcaloïdes existent dans les cellules, soit à l'état libre, soit, plus fréquemment, combinés à des acides organiques, constituant des malates,

citrates, oxalates, succinates, etc... Ils peuvent être également combinés avec des tanoïdes : c'est ainsi que Goris a isolé des graines de Kola un complexe de tanoïde et de caféine qui paraît exister dans les cellules vivantes.

Les alcaloïdes peuvent être décelés, dans les cellules, à l'aide de réactifs spéciaux. Pour cela, on fait usage des réactifs précipitants communs à l'ensemble des alcaloïdes que nous avons énumérés et l'on choisit de préférence ceux qui donnent des précipités colorés et faciles à observer. Mais il y a lieu de tenir compte que les réactifs qui précipitent les alcaloïdes exercent la même action sur les protéides, ce qui peut être cause d'erreur. Aussi, pour obvier à cet inconvénient, Errera a-t-il établi une méthode de recherches des alcaloïdes qui consiste à examiner au microscope une coupe plongée dans l'un des réactifs précipitants des alcaloïdes. Lorsqu'on a étudié l'action de ce réactif, on traite une autre coupe du même organe par une solution d'acide tartrique à 5 % dans l'alcool absolu qui dissout les alcaloïdes, en les faisant passer à l'état de tartrates très solubles dans l'alcool, puis l'on fait agir sur cette coupe, qui ne renferme plus d'alcaloïdes, mais contient toujours des protéides, les mêmes réactifs précipitants et colorants des alcaloïdes : les précipités obtenus ne peuvent être alors attribués qu'à des protéides. La comparaison des deux coupes permet donc de faire la part de ce qui, parmi les précipités obtenus, revient aux alcaloïdes et aux protéides. L'un des meilleurs réactifs est l'iodure de potassium iodé ou réactif de Bouchardat, qui précipite les alcaloïdes sous forme de granulations brunes.

Grâce à cette méthode, on a pu localiser les alcaloïdes dans un grand nombre de plantes. On a constaté que les alcaloïdes se rencontrent plus abondamment dans les régions de la plante en voie de croissance ; ils sont d'abord disséminés dans toutes les cellules du point végétatif ; plus tard, ils se localisent dans les régions externes (assises périphériques de la racine, épidermes, poils épidermiques, assises sous-épidermiques de la tige et de la feuille, endoderme, périphérie de la moelle) ; ils sont moins abondants dans les assises profondes du parenchyme cortical et dans la moelle ; on les rencontre néanmoins dans le liber et, plus spécialement, dans les cellules annexes des tubes criblés. Ils sont fréquents dans les laticifères. Dans la graine, on les rencontre surtout dans les téguments, mais ils sont présents aussi dans l'embryon et dans l'albumen.

Jusqu'à ces dernières années, le mode de formation cytologique de ces produits était mal connu ; on supposait, toutefois, sans preuves suffisantes, qu'ils se formaient et restaient localisés dans les vacuoles. Ce problème a reçu, pour la première fois, une solution précise dans les recherches cytologiques de Chaze sur la formation de la nicotine dans le Tabac. Cet auteur a montré que la nicotine fait défaut dans toutes les parties de l'embryon, dans la graine à l'état de vie ralentie, et n'apparaît que dès les premiers stades de la germination. Dans la racine, où sa formation est le plus facile à suivre, elle prend naissance, au début de la germination, alors que les grains d'aleurone, gonflés, sont en voie de transformation en vacuoles fluides ; ceux-ci se présentent, à ce moment, sous forme de petits grains

sphériques constitués par une solution très concentrée de protéide et que le rouge neutre colore uniformément ; ensuite, ils s'allongent en filaments qui s'anastomosent en réseau ; puis ces filaments se fusionnent pour constituer de grosses vacuoles liquides. La nicotine commence à apparaître dans les grains d'aleurone en voie de gonflement, puis sa formation se poursuit lorsque ces derniers sont transformés en vacuoles filamenteuses. En effet, si, à ces stades, on introduit dans une préparation, colorée vitalement par le rouge neutre, une goutte du réactif de Bouchardat (iodure de potassium iodé), celui-ci détermine immédiatement l'apparition de précipités bruns de nicotine dans toutes les vacuoles colorées par le rouge neutre et provenant de l'hydratation des grains d'aleurone (fig. 274). Dans les plantules plus développées, la nicotine apparaît surtout localisée un peu au-dessus du point végétatif de la cellule, dans l'assise pilifère ; elle existe aussi, mais en moindre quantité, dans les cotylédons.

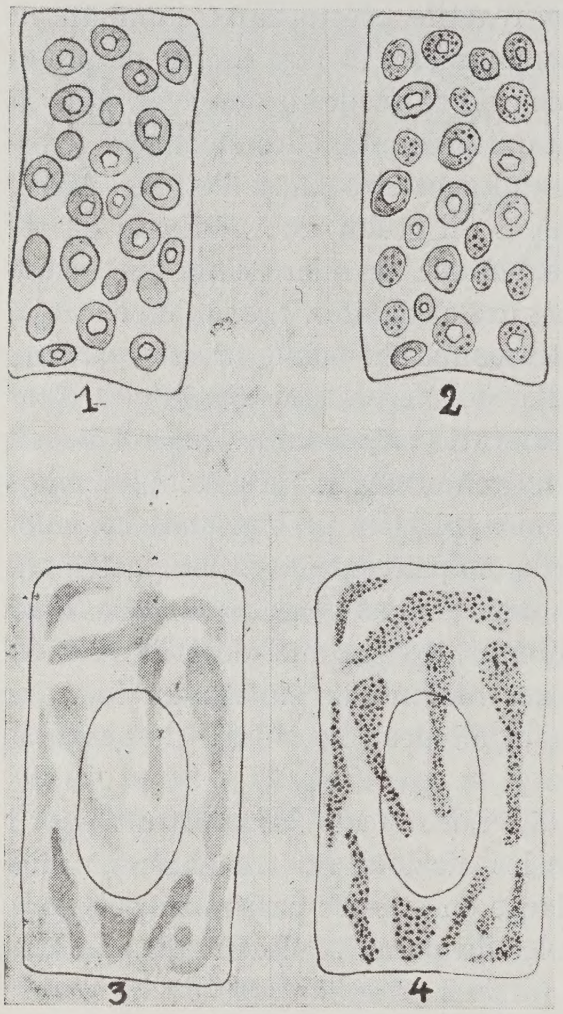


FIG. 274. — 1, Cellule du méristème de radicule de Tabac, au début de la germination, après coloration vitale par le rouge neutre : on y distingue les grains d'aleurone gonflés et en voie de se transformer en vacuoles avec leur globoïde incolore. — 2, même cellule, traitée par le réactif de Bouchardat, après coloration vitale au rouge neutre : les précipités provoqués par la présence de la nicotine sont localisés dans les vacuoles. — 3, Cellule d'une région plus évoluée colorée vitalement par le rouge neutre : les grains d'aleurone sont transformés en vacuoles filamenteuses. — 4, même cellule, après action du réactif de Bouchardat : les vacuoles contiennent un abondant précipité de nicotine (d'après CHAZE, 1928).

Origine chimique et rôle des alcaloïdes. — Ils sont encore très discutés ; cette question n'est, d'ailleurs, sans doute pas susceptible de recevoir une réponse unique, car, à la diversité chimique des alcaloïdes correspond vraisemblablement une égale diversité physiologique. On peut grouper sous deux chefs principaux toutes les hypothèses proposées dans ce domaine : les alcaloïdes ont été considérés, en effet, soit comme des *produits de synthèse*, soit comme des *produits de dégradation*.

Comme exemple du premier type d'hypothèses, on citera celle de DUNSTAN, d'après lequel les alcaloïdes pyridiques pourraient résulter d'une combinaison de l'ammoniaque avec les acides organiques provenant de l'oxydation des glucides. S'ils sont ainsi des produits de synthèse, les alcaloïdes peuvent représenter un stade intermédiaire dans l'édification, par les

cellules végétales, des molécules protéiques, et cette conception a été, en fait, soutenue par plusieurs physiologistes. Peut-être correspond-elle, dans certains cas, à la réalité, ainsi qu'il semble résulter des données numériques apportées par WEEVERS ; ce savant a constaté, en effet, dans les feuilles de *Thea assamica* et dans les graines en voie de germination de *Coffea arabica*, une diminution des alcaloïdes corrélative à une augmentation de protéides à la lumière, et aussi une augmentation des alcaloïdes à l'obs-

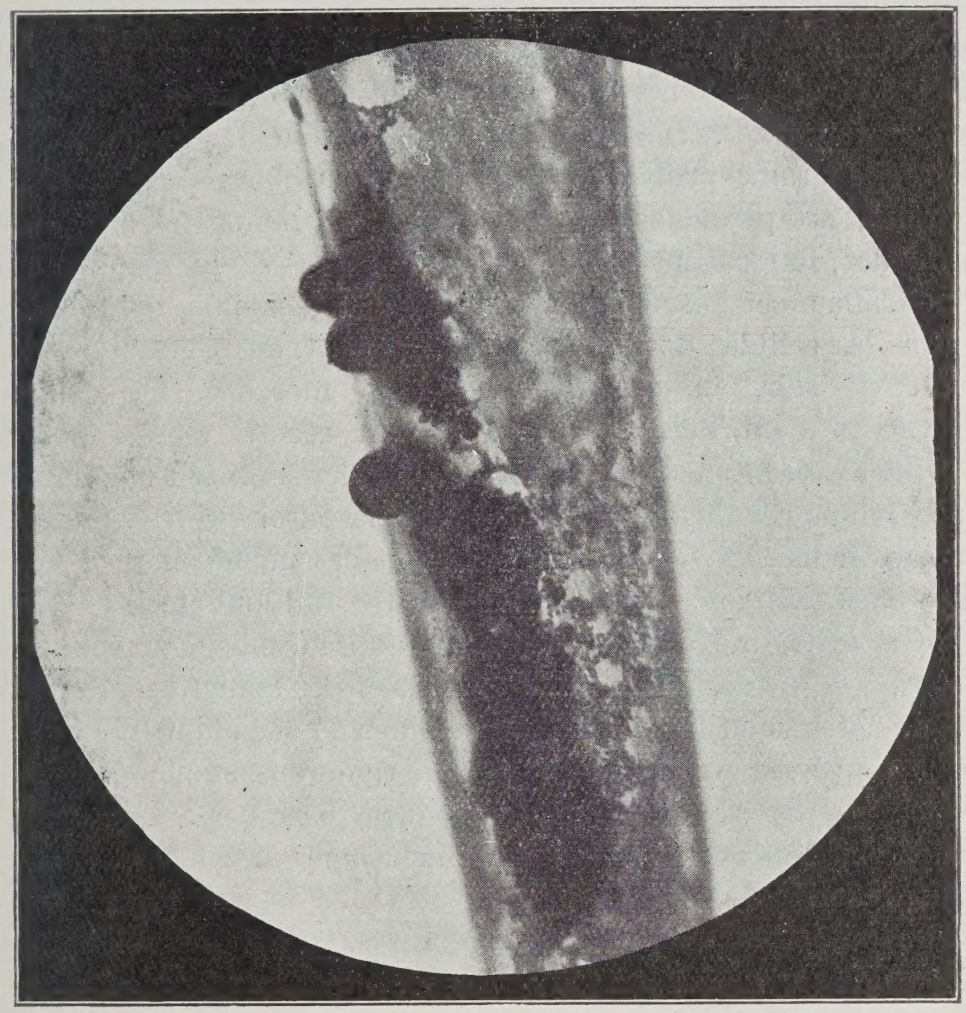


FIG. 275. — Fragment de la cellule basale d'un poil de la face supérieure de la feuille de Tabac montrant : 1° les précipités granuleux de nicotine dans la vacuole ; 2° la fusion des précipités en masse homogène ; 3° l'aspect homogène de la nicotine à l'intérieur du cytoplasme pariétal ; 4° l'exsudation de la nicotine sous forme de fines gouttelettes à l'extérieur de la membrane. (× 400 ; d'après CHAZE, 1929).

curité correspondant à une diminution des protéides. Il en conclut que les alcaloïdes du Théier et du Caféier représentent des produits transitoires de la nutrition, au même titre que les acides aminés ; ils pourraient, d'ailleurs, se former aussi au cours de la protéolyse et seraient alors repris ensuite dans la synthèse de protéides nouveaux.

Pour d'autres physiologistes, les alcaloïdes seraient des produits résultant de la dégradation de matières organiques complexes, et notamment, de protéides ; la plante serait incapable de les utiliser, et il faudrait donc

les considérer comme des déchets. Il est incontestable que, parmi les nombreux produits de dégradation des protéides, il existe des substances, appartenant aux groupements pyrrol, pyridine, quinoléine, etc..., à partir desquels pourraient se former des alcaloïdes (A. Pictet) ; la chlorophylle qui, au cours de la décomposition, produit des substances pyrroliques, pourrait être aussi une source d'alcaloïdes. De plus, les arguments physiologiques ne manquent pas en faveur de cette conception : Clautriau, par exemple, a observé, dans la capsule du Pavot, une augmentation des alcaloïdes, toujours corrélative d'une diminution des protéides. Mais les indices les plus probants à l'appui de cette théorie ont été fournis par Chaze, au cours de ses récentes recherches sur la nicotine ; arguments cytologiques, d'abord : le fait que la nicotine apparaît au sein des grains d'aleurone, c'est-à-dire de grains protéiques en voie d'hydrolyse, est, en effet, suggestif ; arguments physiologiques ensuite : en étudiant, à l'aide du réactif de Bouchardat, la localisation et le comportement de la nicotine dans les feuilles de Tabac, cet auteur a constaté que cet alcaloïde, très abondant le matin, dans les cellules de l'épiderme et des poils des tiges et des feuilles, s'y trouve, le soir, en quantité beaucoup moindre. Or, pendant la journée, Chaze a pu déceler, au moyen du réactif iodé, l'existence de masses brunes présentant tous les caractères microchimiques de la nicotine, accumulées, dans ces mêmes cellules, contre la paroi qui les sépare de l'atmosphère, et même traversant généralement ces membranes, à la surface desquelles elles exsudent sous forme de gouttes, qui sont ensuite volatilisées (fig. 275). Cette nicotine serait donc excrétée dans l'atmosphère comme le sont les essences, à la surface des poils excréteurs et des épidermes. Pour vérifier la réalité de cette volatilisation, Chaze a enfermé des plants de Tabac sous une cloche traversée par un courant d'air rigoureusement débarrassé, par barbottage dans SO^4H^2, de toutes substances basiques ; à la sortie, l'air traversait deux flacons laveurs contenant une solution d'acide silico-tungstique, réactif très sensible de la nicotine (G. Bertrand) ; or, au bout de plusieurs jours, Chaze a pu recueillir, dans les laveurs, des cristaux en tous points identiques avec des cristaux de silico-tungstate de nicotine obtenus à partir de l'alcaloïde pur. L'origine protéique de la nicotine, et sa disparition, par volatilisation dans l'atmosphère, paraissent donc ne plus pouvoir être mis en doute.

LATEX

Le latex est un liquide laiteux, blanc ou, plus rarement, incolore ou pigmenté, s'écoulant lorsqu'on brise l'appareil végétatif d'un grand nombre de Végétaux : nombreuses familles de Dicotylédones (Papavéracées, Euphorbiacées, Asclépiadacées, etc...), multiples genres de Basidiomycètes (*Lactarius*, *Russula*, *Mycena*, *Hydnangium*, etc...) et d'Ascomycètes (*Galactinia*, etc...).

Le latex peut être défini comme une *émulsion* d'essences dans une solu-

tion aqueuse, extrêmement complexe, c'est-à-dire pouvant comprendre des substances très nombreuses et très diverses.

Les essences émulsionnées dans le latex sont, chimiquement, des carbures terpéniques de formule générale C^{10} H^{16} ; le caoutchouc et la gutta-percha sont, à l'état naturel, chez la plupart des plantes qui les produisent, sous forme d'émulsion dans le latex ; mais il n'est pas certain qu'ils existent dès lors sous l'état polymérisé qui les caractérise ; il est vraisemblable, au contraire, que la polymérisation s'effectue au moment de l'extraction. *Physiquement*, les essences émulsionnées dans le latex sont à des états qui varient suivant les espèces : chez *Ficus elastica* et *Lactarius piperatus*, par exemple, elles sont à l'état de gouttelettes sphériques de plusieurs μ de diamètre ; chez les *Euphorbia*, elles sont à l'état de corpuscules à la limite de la visibilité microscopique ; tous les intermédiaires peuvent exister, bien entendu, entre ces deux états extrêmes, l'un et l'autre fort répandus.

L'eau dans laquelle sont émulsionnées les essences est en quantité variable : certains latex sont très fluides ; d'autres sont épais ; on cite, comme extrêmes, les nombres de 50 à 80 % d'eau.

Les substances dissoutes dans cette eau sont les plus diverses. Ce sont : 1° des sels minéraux ; 2° des glucides ; 3° des composés phénoliques ; 4° des acides organiques, libres ou salifiés ; 5° des alcaloïdes ; 6° des protéides ; 7° des phytostérols ; 8° de nombreuses diastases ; enfin, 9° des pigments. Toutes ces matières ne sont pas réunies dans tous les latex ; mais chaque latex en possède un assortiment plus ou moins complet, et caractéristique. Le latex du Pavot, par exemple, est particulièrement riche en alcaloïdes (alcaloïdes de l'opium) ; celui du *Carica papaya* contient en abondance une diastase protéolytique, la *papaïne* ; celui des Euphorbes cactiformes renferme des malates et des malophosphates (Cf. p. 578) ; celui de la Sanguinaire contient un pigment rouge, celui du *Lactarius deliciosus* un pigment orangé, celui de la Chélidoine un pigment jaune d'or ; enfin, le latex du *Lactarius theiogalus*, blanc lorsqu'il commence à s'écouler hors des tissus du Champignon, ne tarde pas à devenir jaune soufre au contact de l'air (1).

Le latex est sécrété et reste localisé dans de longs tubes non cloisonnés, ramifiés et s'étendant dans toute la plante d'une extrémité à l'autre ; dans l'intérieur de ces tubes se trouvent de nombreux noyaux. Ces laticifères, comme nous l'avons vu, résultent, tantôt de cellules qui, dans l'embryon, se sont allongées ou ramifiées en multipliant leurs noyaux, mais sans se cloisonner (Euphorbes), tantôt de cellules disposées en files dans l'embryon, dont les cloisons transversales se sont résorbées et qui se sont allongées, ramifiées et anastomosées, formant entre les cellules du parenchyme un réseau très compliqué (Laitue) ; parfois, enfin (Chélidoine), les laticifères sont des cellules situées bout à bout et dont les cloisons transverses sont criblées de petits pores.

1. La nature de ces pigments est mal connue encore ; mais il faut remarquer que, dans certains cas, chez *Lactarius deliciosus*, par exemple, la substance colorée est dissoute dans les gouttelettes émulsionnées d'essence : sans doute s'agit-il alors d'un lipochrome.

On s'est demandé depuis longtemps ce que représente le latex vis-à-vis du protoplasme et comment il se forme dans les laticifères : Berthold a émis l'opinion que l'oléorésine se formerait dans le cytoplasme des laticifères et, comme le latex en est rempli, ce savant admet que le latex représente lui-même un cytoplasme très fluide. Schmidt, Kallen et Molisch considèrent, au contraire, le latex comme une substance non vivante ;

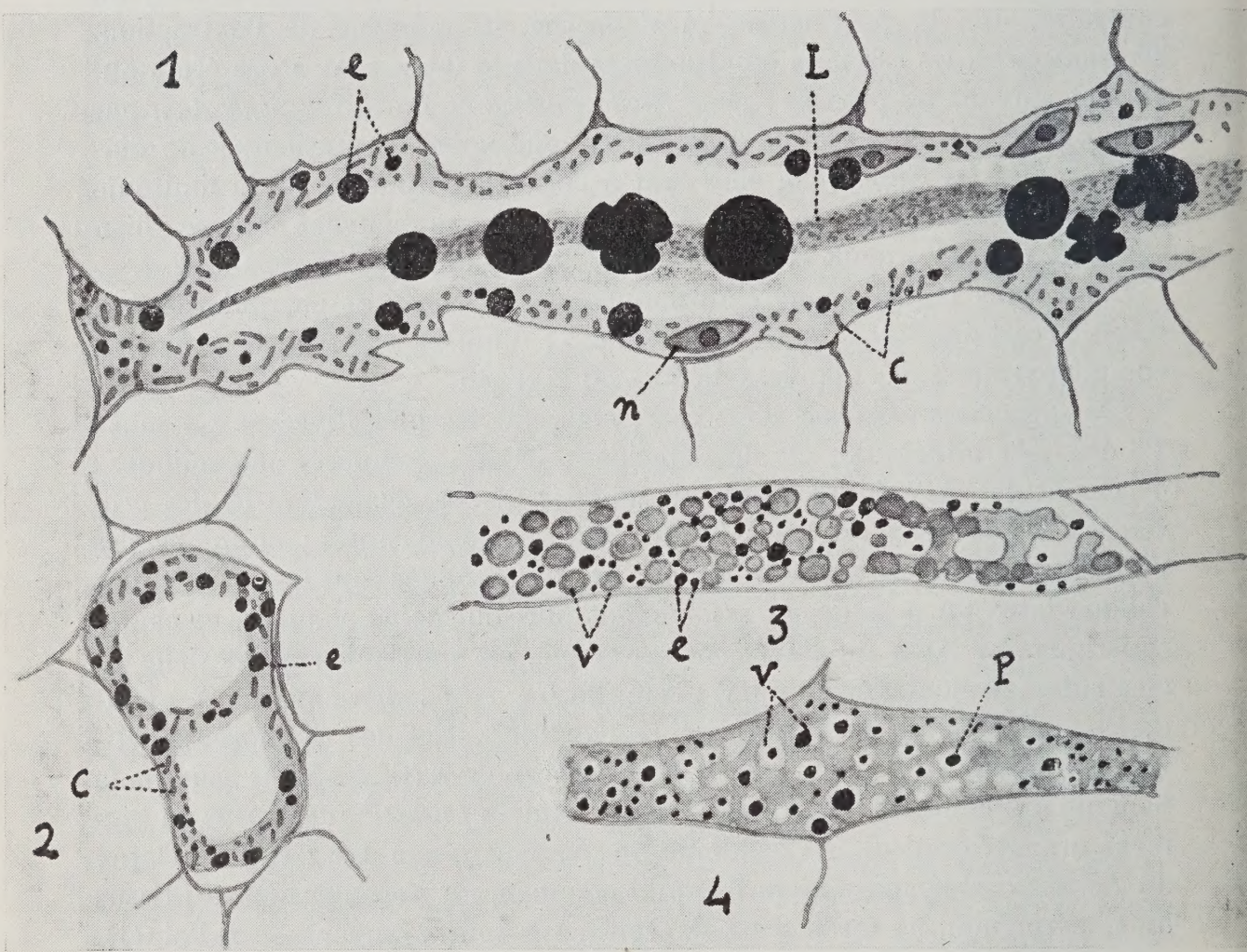


Fig. 276. — Structure des laticifères. — 1, Coupe longitudinale d'un laticifère de *Ficus carica* (fixation par le liquide de Meves et coloration par la fuchsine acide) : *n*, noyau ; *c*, chondriosomes ; *e*, gouttelettes d'essence ; L, latex. — 2, Coupe oblique d'un laticifère de *Ficus Guldemia* (même méthode) ; l'essence, *e*, se trouve dans le cytoplasme. — 3, Laticifère de *Chelidonium majus* (double coloration vitale au rouge neutre et au bleu d'indophénol) : *v*, vacuoles colorées par le rouge neutre ; *e*, essence colorée par le bleu d'indophénol. — 4, même laticifère fixé et coloré par la méthode de Regaud : V, vacuoles dont la plupart contiennent un précipité, P, coloré par l'hématoxyline (d'après Mlle Popovici, 1927).

Molisch, en particulier, sans se prononcer définitivement, insiste sur la distinction entre le cytoplasme, qui forme un sac dans le laticifère, et le latex lui-même qui, d'après lui, correspondrait au contenu d'une vacuole centrale.

Les recherches récentes de Mlle Popovici paraissent avoir résolu la question. En étudiant par transparence de très jeunes pétioles de Chélidoine, à à l'aide de colorants vitaux (rouge neutre et bleu de crésyl), Mlle Popovici

a pu mettre en évidence, dans chaque cellule de la file des laticifères, de petites vacuoles rondes. Or, dans le cytoplasme contenant ces vacuoles, elle a pu observer, grâce à leur réfringence, les gouttelettes d'oléorésine, qui s'y trouvaient entraînées par les courants. Une double coloration vitale au rouge neutre et au bleu d'indophénol lui a permis de colorer, à la fois, les vacuoles et les gouttelettes de résine (fig. 276, *3*). Enfin, sur des coupes, fixées et colorées par la méthode de Meves, de *Ficus carica*, le même auteur a pu constater que les laticifères se composent d'une mince enveloppe cytoplasmique dans laquelle se trouvent les noyaux, les chondriosomes et un large canal vacuolaire (fig. 276, *1* et *2*) : les gouttelettes d'oléorésine prennent naissance dans le cytoplasme, puis tombent ensuite dans la vacuole, dans laquelle elles s'accumulent, formant ainsi l'émulsion caractéristique (1).

On ne possède, jusqu'à présent, aucune donnée certaine sur le rôle du latex. Cependant, il semble qu'il s'agisse là d'un groupement de produits de déchet.

PROTIDES

Aminoacides. — Les protides contenus dans les vacuoles sont soit des aminoacides, soit des protéides. L'existence d'aminoacides dissous dans le suc vacuolaire a été démontrée, comme la présence de sels minéraux ou organiques, soit par l'analyse du suc d'expression de certaines plantes, soit par précipitation directe dans des cellules déshydratées par le glycérol.

Parmi ces produits, l'asparagine est le plus répandu : on le rencontre dans de nombreuses espèces (Orme, Spirée) et, surtout, dans les pousses souterraines de l'Asperge où elle s'accumule en grande quantité. Elle est abondante aussi dans les jeunes plantules (Légumineuses, Lupin, Pois, Lentille), où elle représente l'un des produits de digestion des grains d'aleurone. L'alcool la précipite facilement à l'état cristallin et il suffit de placer des plantules de Lupin blanc dans l'alcool à 90° pour obtenir sa cristallisation : on voit se constituer, par suite de l'exosmose du suc, de petits cristaux appartenant au système orthorhombique. On a pu également mettre en évidence l'asparagine dans le suc vacuolaire, sur des coupes fraîches, à sec, d'hypocotyle du Lupin blanc, en les mettant dans le glycérol : il se produit une plasmolyse au cours de laquelle le suc vacuolaire se sature d'asparagine, qui cristallise (Belzung).

La leucine a été extraite de quelques plantules (Vesce, Courge), mais se rencontre surtout dans le Lupin blanc, où elle est assez abondante pour saturer le suc vacuolaire, sans que, toutefois, la critallisation de cet acide se produise dans l'intérieur des plantes vivantes ; mais des coupes fraîches

1. Les grains d'amidon caractéristiques du latex des *Euphorbia* sont également formés dans le cytoplasme du laticifère, au sein de chondriosomes ; mais ils peuvent ensuite, sous de minimes influences, être entraînés dans la vacuole.

de l'hypocotyle, faites à sec et abandonnées dans une goutte de glycérol, se remplissent d'une multitude de sphéroïdes ou de lamelles isolées de cet amino-acide.

La tyrosine se trouve aussi dans les plantules de Lupin, de Vesce et de Courge, ainsi que dans les tubercules de Dahlia, mais en plus petite quantité que l'asparagine. Elle se présente sous forme d'aiguilles, tantôt libres, tantôt groupées en faisceaux simples ou doubles. Sa cristallisation n'a pu être obtenue dans les cellules elles-mêmes. La glutamine a été décelée dans les plantules de Courge, sous forme de cristaux octaédriques; elle ne cristallise pas non plus dans les cellules.

Grains d'aleurone. — Les vacuoles paraissent renfermer très fréquemment, du moins dans les Phanénogames, des substances protéiques. On peut les déceler, au moyen de réactifs appropriés (réactif de Millon, par exemple), mais les protéides vacuolaires, comme nous l'avons déjà dit, sont bien différents de ceux qui entrent dans la composition du protoplasme. Tandis que ces derniers sont surtout des nucléoprotéides, les protéides vacuolaires paraissent moins complexes. On a pu étudier, notamment, ceux qui entrent dans la constitution des grains d'aleurone, car des protéides correspondant évidemment aux grains d'aleurone existent, en grande quantité, dans toutes les farines et ont pu être ainsi l'objet d'analyses chimiques. Les protéides des grains d'aleurone sont des holoprotéides, corps de poids moléculaire extrêmement élevé, mais formés exclusivement de la combinaison d'acides aminés. Ces protéides ont été, d'après leurs caractères de solubilité dans l'eau, dans des solutions étendues de sels de métaux alcalins ou alcalino-ferreux, dans l'alcool à 80°, classées en quatre groupes : un premier groupe comprend les *albumines*, comparables à l'albumine du blanc d'œuf ou à celle du sérum sanguin ou du lait ; un second groupe est celui des *globulines*, corps existant aussi dans le sang, le lait et les muscles des Mammifères ; le troisième groupe, constitué par les *gluténines* et le quatrième par les *prolamines*, sont spéciaux aux Végétaux. Albumines et globulines existent dans les graines des Légumineuses (Pois, Fève, Lentille, Haricot, etc...), des Rosacées (Amandiers, Pruniers, etc...), et de diverses autres Dicotylédones (Noyer, Noisetier, Chanvre, etc...) ; gluténine et prolamine, dans les graines des Céréales (Blé, Seigle, Orge, etc.).

Les protéides se rencontrent surtout dans les grains d'aleurone qui constituent les réserves protéiques les plus importantes des Végétaux et qui, comme on l'a vu, sont d'origine vacuolaire (cf. p. 319). Ces grains, connus depuis Hartig (1885), avaient été considérés, d'abord, comme une catégorie spéciale de plastes. Plus tard, Wakker montra qu'ils résultent de la déshydratation des vacuoles, ce que les recherches de Beauverie et Guilliermond, puis de Guilliermond et de P. Dangeard ont démontré d'une manière définitive.

Les grains d'aleurone se rencontrent dans toutes les cellules de l'embryon et de l'albumen des graines, mais acquièrent surtout un grand développement dans l'albumen des graines albuminées et dans les cotylédons des graines exalbuminées. Ils résultent, comme nous l'avons vu, de la solidifica-

tion de vacuoles riches en protéides. Celles-ci, dans la période qui précède a maturation de la graine, accumulent, à l'état de pseudosolution dans leur suc, des protéides, dont la teneur augmente pendant tout le développement de la graine. Lorsque la graine a terminé sa croissance et qu'elle commence sa déshydratation, les vacuoles perdent leur eau et se morcellent en petites vacuoles qui, devenues semi-fluides, peuvent prendre parfois des formes filamenteuses ; puis celles-ci, par suite d'une déshydratation plus forte, se changent en corpuscules résultant de la solidification de leur contenu protéique et qui représentent les grains d'aleurone.

Les grains d'aleurone sont des corpuscules globuleux ou ovoïdes, et plus ou moins gros, dont les dimensions varient beaucoup selon le volume des cellules qui les renferment, leur état de différenciation et l'espèce à laquelle on s'adresse. Ils prennent, avec le réactif de Millon, une teinte rose.

Au point de vue de leur structure, on peut distinguer trois types de grains d'aleurone.

Le premier, le plus compliqué, se rencontre dans le Ricin et la Courge ; c'est le plus répandu. On peut l'observer très facilement dans les cellules de l'albumen de Ricin où les grains d'aleurone,assez nombreux,se présentent sous forme de corpuscules solides, arrondis ou ovoïdes, de dimensions variées, mais le plus souvent volumineux, dont la taille égale ou surpasse celle du noyau. Ces grains sont constitués par une matière protéique amorphe, parfois soluble dans l'eau et toujours soluble dans les alcalis étendus, au sein de laquelle se trouve un corps d'une réfringence un peu plus accusée, d'apparence cristalline, plus ou moins régulièrement octaédrique, qui présente également la réaction des protéides et qu'on désigne sous le nom de *cristalloïde*. Ce cristalloïde paraît être, en réalité, un véritable cristal appartenant tantôt au système cubique, tantôt au système hexagonal. Le nom de cristalloïde rappelle uniquement une certaine variabilité de forme qu'ils doivent uniquement au peu de stabilité de leur substance et à sa grande sensibilité aux réactifs. Ce cristalloïde se gonfle dans l'eau et sont dissous par les solutions alcalines. On observe également dans la masse protéique amorphe un ou plusieurs corpuscules sphériques et un peu moins réfringents que le cristalloïde protéique. Ces corps, solubles dans les acides faibles et ne présentant pas les réactions des protéides, ont été désignés, en raison de leur forme, sous le nom de *globoïdes*.

Les substances protéiques du grain d'aleurone semblent constituées, comme nous l'avons dit, par des holoprotéides ; quant aux *globoïdes*, Pfeffer a montré qu'ils résultent d'une combinaison organique de phosphates de calcium et de magnésium. Des recherches ultérieures de Posternak ont précisé la nature chimique de ces corps et démontré qu'ils renferment une substance nommée *phytine* (1), qui est un éther résultant de

1. Comme on l'a déjà dit, on a retrouvé de la phytine dans les tubercules, rhizomes, et bulbes d'un grand nombre de plantes; mais l'étude cytologique de ces corps n'a pas été faite et l'on ignore s'ils sont à l'état de solution dans le suc vacuolaire ou à l'état de condensation (globoïdes).

la combinaison d'un alcool, l'inositol (C^6 H^{12} O^6), avec l'acide phosphorique. Cet éther (hexaphosphate d'inositol) est lui-même combiné à du calcium et à du magnésium (Cf. p. 320). Dans certains globoïdes, notamment dans ceux des grains d'aleurone de *Vitis vinifera*, on trouve des cristaux maclés (mâcles en oursins) d'oxalate de calcium (Zimmermann).

Un second type de grains d'aleurone se rencontre dans les graines des Graminées. Ici, les grains d'aleurone font défaut dans la partie amylacée de l'albumen et n'existent que dans une ou plusieurs assises externes de celui-ci, connues sous le nom de couches à aleurone. Ils sont bien visibles dans ces couches à aleurone et dans les cellules du cotylédon où ils apparaissent sous forme d'un grand nombre de corpuscules ronds, petits, pressés les uns contre les autres et occupant toute la cellule. Ils sont constitués par une masse protéique amorphe au sein de laquelle se trouvent de nombreux et petits globoïdes. Il n'existe pas de cristalloïde (Guilliermond).

Enfin, le troisième type est représenté par les grains d'aleurone des Légumineuses (Pois, Haricot, Lupin, etc.) qui peut être facilement observé dans les cotylédons où il se présente sous forme de nombreux corpuscules sphériques, de dimensions très irrégulières, généralement petits et disséminés dans tout le cytoplasme, entre les grains d'amidon. Ces grains d'aleurone sont constitués simplement par une masse protéique amorphe. Beauverie aurait, cependant, constaté l'existence, dans les grains d'aleurone du Lupin blanc, de très nombreux et très petits globoïdes distribués comme une fine poussière dans la masse protéique amorphe. Dans les Ombellifères, les grains d'aleurone sont également simplement constitués par des protéides amorphes, mais renferment des cristaux maclés d'oxalate de calcium.

Il est facile d'obtenir une différenciation des grains d'aleurone avec les techniques mitochondriales, en particulier celle de Regaud, qui les colore au noir foncé, mais ne permet pas de distinguer la masse protéique amorphe du cristalloïde (fig. 278, D) et réserve en blanc l'espace occupé par les globoïdes, quand ces derniers sont représentés. On peut obtenir de belles colorations des grains d'aleurone sur des coupes fixées au formol au moyen de colorations par le bleu de Unna (Beauverie et Guilliermond). Ce colorant teint la matière protéique fondamentale en bleu pâle et le cristalloïde en bleu foncé, tandis qu'il donne aux globoïdes une coloration métachromatique rouge (fig. 277). Le mélange de Giemsa donne aussi des résultats semblables.

La coloration métachromatique des globoïdes semble due à l'existence, dans ces corps, d'une substance protéique qui a été mise en évidence par Pfeffer et par Tschirch et Kritzler. Les recherches de Tschirch et Kritzler ont montré que, lorsqu'on dissout les globoïdes par une solution concentrée de soude, on obtient à leur place un résidu protéique paraissant constitué par une globuline. En colorant, par le bleu de Unna, des coupes préalablement traitées par une solution de soude, les globoïdes dissous se présentent comme une vacuole au milieu de laquelle se trouve

toujours un petit corps teint en rouge. Ce corpuscule, qui paraît correspondre au résidu de globuline signalé par les auteurs précités, présente des réactions assez voisines de celles de la métachromatine des Champignons, ainsi que l'ont montré les recherches de A. Meyer, Beauverie et Guilliermond. Ceci conduirait donc à supposer que, peut-être, il existerait dans les globoïdes une substance voisine de la métachromatine.

On a vu, antérieurement, qu'à la germination, par suite de l'hydratation de la graine, les grains d'aleurone absorbent de l'eau, prenant une consistance semi-fluide et, parfois, des aspects mitochondriformes ; puis, en s'hydratant de plus en plus, ils se transforment en vacuoles fluides. Au cours de cette hydratation, la masse protéique amorphe se transforme en une solution colloïdale qui devient de plus en plus diluée ; le cristalloïde se conserve quelque temps, puis finit par se dissoudre, attaqué par les diastases, en prenant les formes les plus irrégulières : les globoïdes, qui persistent les derniers, se dissolvent à leur tour. Les vacuoles provenant de la transformation des grains d'aleurone se fusionnent peu à peu et finissent par ne plus constituer, dans les cellules qui les renfermaient, qu'une unique et énorme vacuole ne montrant plus aucun contenu visible.

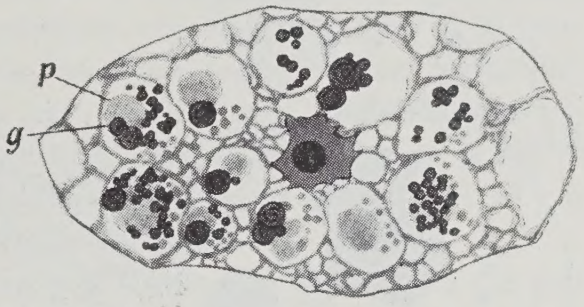


Fig. 277. — Cellule de l'albumen d'une graine de Ricin en voie de germination (fixation par le formol et coloration par le bleu de Unna) ; les grains d'aleurone sont en voie de se transformer en vacuoles : la matière protéique (*p*) est teinte en bleu et les globoïdes (*g*) en rouge (d'après Guilliermond, 1910).

On peut obtenir de très belles préparations des stades de transformation des grains d'aleurone en vacuoles, par l'hématoxyline ferrique suivie de la coloration à l'érythrosine, après fixation par les techniques mitochondriales (fig. 278, E) : la matière protéique amorphe apparaît sous forme d'un fin précipité érythrosinophile, tandis que le cristalloïde est fortement coloré en noir et montre toutes les phases de sa dissolution (gonflement, production d'une cavité au centre, puis éclatement de la paroi colorée). Les globoïdes apparaissent incolores ou faiblement teintés en gris, avec une structure concentrique. Une coloration au bleu de Unna après fixation au formol permet de les colorer en rouge et de suivre leur dissolution, au cours de laquelle ils se gonflent, tandis que leurs couches concentriques se déforment, puis se déchirent, donnant lieu aux figures les plus irrégulières.

Rappelons qu'au point de vue chimique, on tend à admettre que tous les protéides dériveraient de l'ammoniaque. Les différentes formes d'azote absorbées par la plante, notamment les nitrates, passeraient à l'état d'ammoniaque après avoir été réduits en nitrites, puis en ammoniaque. Ce dernier corps, combiné avec le glucose, donnerait naissance à des acides aminés ; puis ces composés se condenseraient pour former des protéides. La diges-

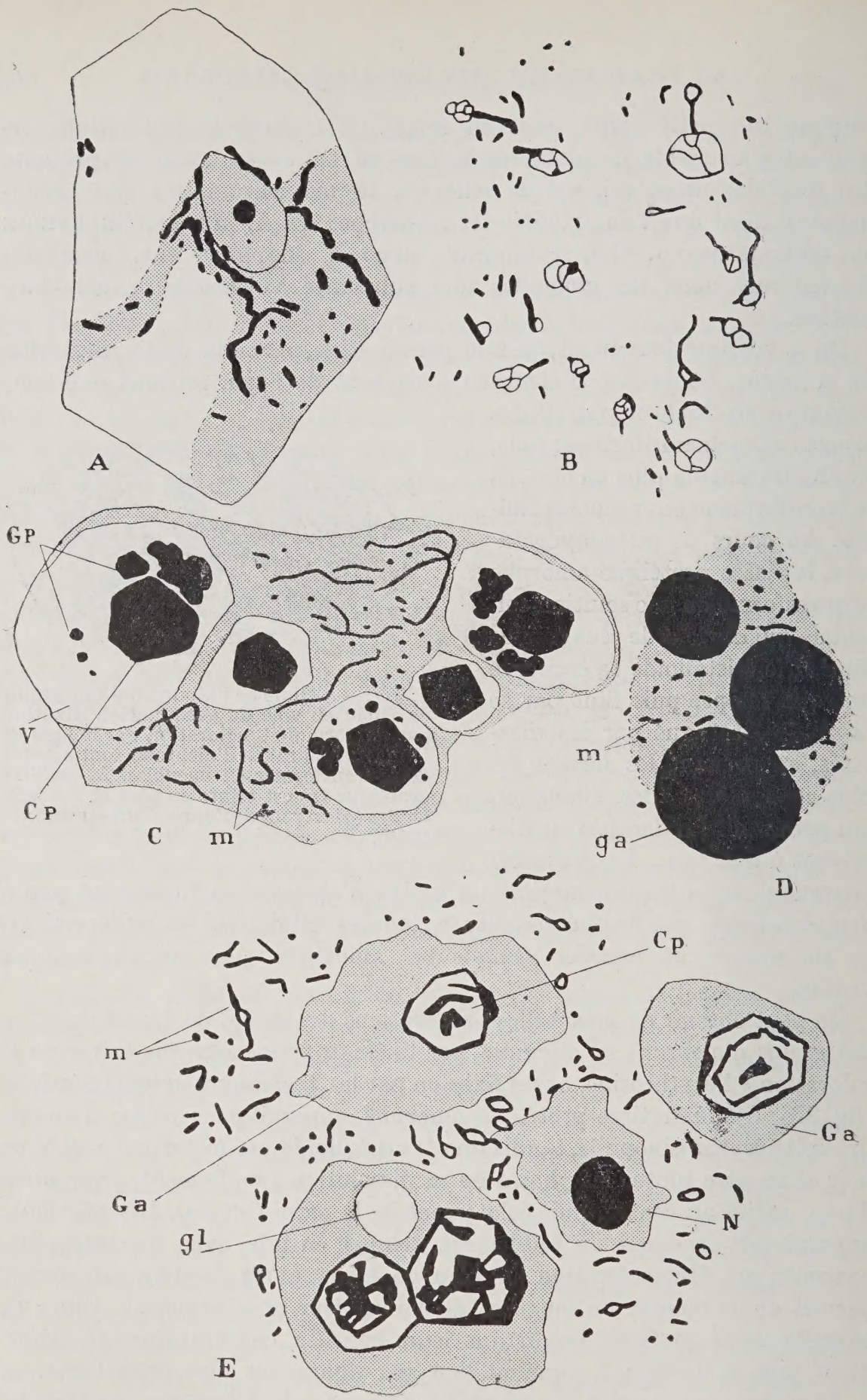


Fig. 278. — Cellules de l'albumen du Ricin, — A, cellule d'un albumen très jeune avec ses plastes et ses chondriosomes.— B, chondriome, avec plastes élaborant de l'amidon, dans une cellule un peu plus âgée. — C, cellule d'un albumen immédiatement avant maturation ; *m*, chondriosomes (l'amidon est entièrement résorbé) ; V, vacuoles dans lesquelles se déposent divers éléments : des cristalloïdes protéiques, Cp, et des précipités artificiels, de même nature chimique, provoqués par la fixation, Gp. — D, fragment de cellule d'un albumen à l'état de vie ralentie ; *m*, chondriosomes ; Ga, graines d'aleurone. — E, fragment de cellule d'un albumen au début de la germination ; *m*, chondriosomes (plastes et chondriosomes ordinaires) ; Ga, grains d'aleurone en voie de dissolution ; Cp, cristalloïdes ; *gl*, globoïdes ; N, noyau (méthode de Regaud; d'après Guilliermond, 1922).

tion des protéides doit donc suivre des processus inverses. L'hydratation et la transformation en vacuoles des grains d'aleurone est accompagnée d'actions diastasiques, par lesquelles les matières protéiques qu'ils renferment sont hydratées et utilisées à la croissance de la graine. Les protéides des grains d'aleurone sont transformés pendant la germination par des protéases, parmi lesquelles on n'a pas trouvé de peptase, mais seulement une tryptase.

L'hydrolyse donne, comme cela se produit partout ailleurs, des acides aminés (leucine et tyrosine) ; mais elle est accompagnée de la production, parfois abondante, de glutamine et, surtout, d'asparagine, corps qui ne sont pas des produits normaux de cette hydrolyse. On a montré que, si la protéolyse est accompagnée de l'accumulation d'amides, c'est que les acides aminés entrent dans des synthèses qui les transforment en amides ; ceux-ci, utilisés par la suite dans de nouvelles synthèses, contribuent à reformer les protéides nécessaires à la production de nouveaux tissus. Il y a donc simultanément une hydrolyse et une synthèse.

Le gluten, qui constitue une réserve des graines de Graminées, n'a pas été étudié du point de vue cytologique. On ignore donc s'il se forme dans les vacuoles ou dans le protoplasme. On sait seulement que, contrairement à ce qu'on admettait, ce produit n'est pas localisé dans l'assise à aleurone appelée parfois, à tort, couche à gluten, et ne correspond pas à l'aleurone. Des travaux de Johannsen, A. Meyer et Mège-Mouriès ont établi qu'il est exclusivement localisé dans l'albumen farineux ; le gluten apparaît comme un réseau englobant les grains d'amidon et colorable en jaune par l'iode.

MÉTACHROMATINE

La métachromatine n'est bien connue que depuis les travaux de Guilliermond, sur les Levures. Comme on l'a vu (p. 286), au moment où cet auteur commença ses recherches, la question du noyau des Levures était très discutée et Wager avait décrit, dans ces Champignons, un noyau d'organisation primitive, constitué par une vacuole remplie de granulations chromatiques et un nucléole situé à l'extérieur de la vacuole, mais accolé à elle. Guilliermond démontra que la prétendue vacuole nucléaire de Wager, observée sur le vivant, renferme des granulations colorables par les colorants vitaux et n'offre, par conséquent, pas le caractère d'un noyau, mais représente une vacuole ordinaire renfermant des grains de sécrétion (1). D'autre part, cet auteur a établi que le corps considéré par Wager comme un

1. D'après les tout récents travaux de A. Ch. et Mme Hollande, les Bactéries renfermeraient un noyau colorable par les éosinates de bleu de méthylène et celui-ci serait toujours inclus dans une masse de métachromatine que ces auteurs désignent sous le nom de *métachromatinosome*. Selon ces auteurs, la métachromatine des Bactéries ne serait donc pas localisée dans la vacuole, mais autour du noyau. Cette conception est certainement erronée, puisqu'il est expérimentalement démontré que la métachromatine se trouve toujours à l'état de solution colloïdale dans les vacuoles de tous les autres Végétaux, et que les corpuscules métachromatiques résultent de la précipitation de cette substance sous l'action des fixateurs.

nucléole présente, en réalité, la structure caractéristique d'un noyau et doit être considéré comme tel. Etudiant alors d'une manière précise les caractères histochimiques des granulations contenues dans la vacuole, Guilliermond les identifia à des corps décrits, en 1887, par Babès, dans le Bacille de la diphtérie sous le nom de *corpuscules métachromatiques*, désignés ensuite par Ernst sous le nom de *grains sporogènes*, puis retrouvés, depuis, dans un grand nombre de Bactéries, et dont on ignorait la signification. Il les identifia également à des granulations décrites par Bütschli, dans les Cyanophycées, sous le nom de *grains rouges*, et considérés par cet auteur comme des grains de chromatine. A la même époque, Matruchot et Molliard retrouvèrent ces granulations dans les vacuoles d'une Algue verte unicellulaire, le *Stichococcus bacillaris*, et les identifièrent également aux corpuscules métachromatiques de Babès et aux grains rouges de Bütschli.

L'évolution des corpuscules métachromatiques fut suivie, pour la première fois, pendant tout le développement des Levures, par Guilliermond et permit à cet auteur de constater que ces corps se comportent, pendant la sporulation, comme des produits de réserve.

Faisant ensuite une étude d'ensemble de ces corps dans les cellules végétales, Guilliermond attira l'attention sur leur présence presque générale dans les vacuoles des Champignons et leur existence, également très répandue, dans les Algues et les Bactéries. Il obtint, par l'étude du comportement de ces corps, dans les Ascomycètes supérieurs, des faits qui lui permirent de confirmer les résultats de ses recherches antérieures sur leur rôle de réserve.

Les recherches ultérieures d'Arthur Meyer vérifièrent entièrement celles de Guilliermond et amenèrent ce savant, ainsi que nous le verrons plus loin, à considérer ces corps comme formés de la combinaison d'un acide nucléique avec une base inconnue. A. Meyer a substitué au terme de corpuscules métachromatiques, créé par Babès et conservé par Guilliermond, celui de *grains de volutine*, et a désigné la substance constituant ces corpuscules sous le nom de *volutine*, que Guilliermond remplaça par celui de *métachromatine* en raison de la priorité du terme de corpuscules métachromatiques. La question de l'origine des corpuscules métachromatiques fut discutée. Quelques auteurs ont pensé qu'ils se formeraient dans le cytoplasme, pour émigrer ensuite dans les vacuoles. D'autres leur ont attribué une origine nucléaire. On a même soutenu que, dans les Algues vertes, les corpuscules métachromatiques naîtraient dans les chloroplastes. A la suite de ses premières recherches sur les chondriosomes des Champignons, Guilliermond avait remarqué que, dans les jeunes asques de *Pustularia vesiculosa*, les chondriocontes forment, sur leur trajet, de petites vésicules tout à fait semblables à celles qui apparaissent dans les leucoplastes en voie d'élaborer de l'amidon (Cf. fig. 27, *2* et *3*). L'apparition de ces vésicules coïncide avec le moment où se forment les produits de réserve de l'épiplasme. Aussi, retrouvant, dans l'intérieur des vacuoles, des corpuscules métachromatiques qui, avec les méthodes mitochondriales, apparaissaient incolores, mais entourés d'une paroi colorée

et ressemblaient aux vésicules formées sur le trajet des chondriocontes, GUILLIERMOND avait émis l'opinion que les corpuscules métachromatiques pourraient se former au sein des chondriocontes, pour émigrer ensuite dans les vacuoles.

Plus tard, cependant, P.-A. DANGEARD démontra, à l'aide de colorants vitaux, que les corpuscules métachromatiques ne sont, le plus souvent, pas représentés dans les vacuoles des cellules vivantes et résultent ordinairement de la précipitation, sous l'action de colorants vitaux et des fixateurs, d'une substance normalement à l'état de solution colloïdale dans les vacuoles et à laquelle il conserva le nom de métachromatine créé par GUILLIERMOND (1). Les résultats de DANGEARD furent ensuite confirmés par GUILLIERMOND, qui dut abandonner sa première hypothèse, relative à la formation des corpuscules métachromatiques au sein des chondriosomes.

Il est donc démontré aujourd'hui que la métachromatine se trouve à l'état de solution colloïdale dans les vacuoles et n'est généralement pas visible dans les vacuoles des cellules vivantes, sans coloration vitale. Parfois, cependant, on trouve, dans les vacuoles, quelques corpuscules métachromatiques très réfringents et agités de mouvements browniens, résultant d'une précipitation de la métachromatine produite naturellement dans les vacuoles ; mais ces corps sont toujours en bien moindre quantité que ceux que l'on observe après coloration vitale ou fixation. D'ailleurs, cette précipitation apparaît surtout dans les cellules en voie d'altération.

Caractères histochimiques. — Les colorants vitaux (rouge neutre, bleus de méthylène, de toluidine, de crésyl, de Nil) font apparaître, immédiatement et en grande quantité, dans les vacuoles, des corpuscules métachromatiques, sous forme de granulations agitées de mouvements browniens et colorées d'une manière intense. La plupart des fixateurs déterminent également la précipitation de la métachromatine dissoute dans le suc vacuolaire, sous forme de nombreux corpuscules qu'ils insolubilisent ; mais les mélanges renfermant de l'acide chromique, du bichromate de potassium, de l'acide osmique et de l'acide picrique entravent ou diminuent notablement leur pouvoir de se colorer. Par contre, après les fixation par l'alcool ou le formol, ces corpuscules présentent une vive affinité pour les colorants basiques bleus ou violets d'aniline (bleus de méthylène, de toluidine, de crésyl, de Nil, thionine, vert de méthyle, etc.) qui leur donnent une coloration métachromatique rouge foncé (2). Ils se colorent en rouge vineux par l'hématéine (hémalun). Le rouge de ruthénium les teint aussi d'une manière élective. Par contre, ces corpuscules ne se colorent pas élective-

1. Il y a lieu de rappeler ici qu'il ne faut pas confondre la *métachromatine*, ou *volutine*, telle qu'elle a été caractérisée par GUILLIERMOND, puis par Arthur MEYER, substance que l'on rencontre exclusivement chez les Champignons, Algues et Bactéries, avec la métachromatine de P. A. DANGEARD ; par une généralisation abusive, ce savant a, en effet, englobé dans ce terme toutes les substances colorables vitalement que l'on rencontre dans les vacuoles, substances de natures chimiques les plus diverses.

2. On a souvent cherché à expliquer la métachromasie qui caractérise la métachromatine. Plusieurs hypothèses ont été proposées à ce sujet. Pour KÜNSTLER et BOUSQUET, la métachromasie ne serait pas due à une coloration, mais à des phénomènes de diffraction ; mais cette interprétation est inadmissible. MASSART, A. MEYER et A. FISCHER expliquent le phénomène par des impuretés des matières colorantes : le bleu de mé-

ment par l'hématoxyline ferrique qui, cependant, les teint parfois, mais d'une manière très inconstante.

Après fixation et coloration, les corpuscules métachromatiques apparaissent, dans les petites vacuoles, au nombre de un (fig. 280, *5*) ou, plus rarement, de plusieurs grains sphériques ; dans les grosses vacuoles, ils sont extrêmement nombreux et se présentent sous forme de granulations rondes, de tailles très diverses, isolées, parfois réunies en chaînette ou en réseau, et souvent accumulées sur la périphérie de la vacuole (fig. 279 ; fig. 280, *1* à *4*). Les corpuscules métachromatiques montrent en général, une périphérie plus colorée que le centre.

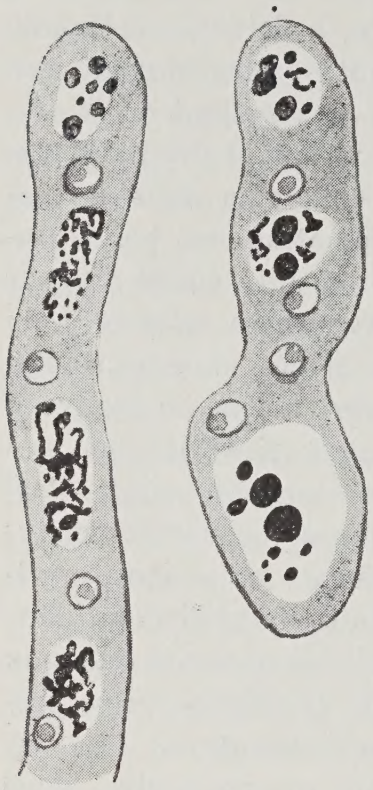


Fig. 279. — Extrémité d'un filament et conidie-levure en voie de germination d'un *Dematium* ; le cytoplasme, teinté en gris, contient des noyaux (chacun pourvu d'un nucléole) et des vacuoles ; à l'intérieur de celles-ci, on distingue des corpuscules métachromatiques (figurés en noir) d'aspect divers : gros globules ; petites granulations assemblées en réseaux ; etc... (Fixation par le liquide de Bouin et coloration à l'hématéine ; d'après Guilliermond, 1902).

A ces caractères histochimiques indiqués par Guilliermond, A. Meyer en a ajouté une série d'autres, dont les principaux sont les suivants : après fixation au formol et coloration au bleu de méthylène, les corpuscules métachromatiques restent seuls colorés lorsqu'on traite la préparation par une solution aqueuse à 1 ‰ d'acide sulfurique. Il en est de même lorsqu'on traite, par une solution d'acide sulfurique, une préparation fixée au formol et colorée par la fuchsine de Ziehl. Les corpuscules métachromatiques colorés par le bleu de méthylène prennent, après traitement par le réactif iodo-ioduré, une couleur noir foncé, tranchant sur le reste de la cellule teinte en jaune. Les corpuscules métachromatiques colorés par le bleu de méthylène se décolorent immédiatement, lorsqu'on traite la préparation par une solution aqueuse de carbonate de soude à 5 %. L'eau froide dissout la métachromatine au bout de 24 à 48 heures, l'eau chaude la dissout en quelques minutes. Cette dissolution ne se produit plus lorsque la métachromatine a été insolubilisée par l'alcool. L'eau de Javel dissout rapidement la métachromatine. L'éther et le chloroforme sont sans action. Les acides dissolvent la métachromatine, plus ou moins rapidement, selon la concentration de la solution. Le carbonate de soude, la potasse et la soude

thylène, notamment, renfermerait du violet de méthyle, qui se fixerait électivement sur la métachromatine. Enfin, Michaelis fait reposer la métachromasie sur le fait que divers colorants, tout en conservant la même formule totale, présentent une constitution moléculaire variable avec la substance dissolvante, qui modifie leur coloration. C'est ainsi que la thionine peut présenter deux formules, l'une correspondant à la thionine bleue, l'autre à la thionine rouge, selon la substance dans laquelle elle est dissoute.

la dissolvent immédiatement. L'iodo-iodure de potassium colore la métachromatine en jaune. Le réactif de Millon la dissout ; nous verrons, toutefois, que cette dernière réaction est contestée. A. MEYER a indiqué également une série d'autres réactions caractéristiques de ces corps.

Répartition. — La métachromatine a été trouvée, en grande abondance, dans les Champignons, appartenant aux groupes les plus divers ; elle fait défaut, cependant, chez certaines Saprolégniacées. Elle est également très répandue dans les Algues, où elle a été signalée dans les Cyanophycées (BÜTSCHLI, NADSON, GUILLIERMOND, etc.), l'*Hæmatococcus pluvialis* (REICHENOW), les zoochlorelles de l'Hydre verte (J. VILLARD), les Volvocales (SASSI, SCHUBOTZ, MERTON, HAMBURGER), les Eugléniens (SASSI), les Conjuguées (A. MEYER, M. et Mme F. MOREAU, GUILLIERMOND), les Confervacées (A. MEYER, GUILLIERMOND), les *Vaucheria* (NADSON et BRÜLLOWA, M. et Mme MOREAU), les Diatomées (HEINZEREING, GUILLIERMOND), les Rhodophycées (A. MEYER, MANGENOT). On rencontre également la métachromatine dans un très grand nombre de Bactéries (GRIMME, GUILLIERMOND, A. PETIT, etc...). Cette substance a été signalée également dans divers Protozoaires : Amœbiens (MERTON), Sporozoaires (KUNZE, ERDMANN, DEBAISIEUX, JOYET-LAVERGNE Trypanosomes (SWELLENGREBEL), Flagellés (PROWAZEK, SASSI, VOLKONSKY). Par contre, la métachromatine fait défaut chez toutes les Bryophytes, Ptéridophytes et Phanérogames. Elle n'a jamais été observée non plus chez les Animaux supérieurs. On a vu, cependant, que BEAUVERIE et GUILLIERMOND ont montré qu'il existe, dans les globoïdes, une substance rappelant, par ses caractères histochimiques, la métachromatine, mais ne lui étant pas identifiable. Enfin, il résulte des recherches de GUILLIERMOND et MAWAS que les granulations des « Mastzellen » des Animaux présentent presque tous les caractères de la métachromatine et peuvent être regardées comme formées par une substance extrêmement voisine de cette substance : opinion confirmée par les recherches récentes de WERMEL et SASSUCHINE.

Constitution chimique. — Du point de vue chimique on n'est pas très renseigné sur la nature de la métachromatine. A. MEYER, comme nous l'avons dit, a émis l'hypothèse que la métachromatine serait constituée par une combinaison d'acide nucléique avec une base inconnue, probablement organique. Il se fonde surtout, pour appuyer son hypothèse, sur certains caractères microchimiques de ces corps, qui correspondent à ceux de l'acide nucléique et, surtout, sur le fait que les analyses macrochimiques effectuées par KOSSEL ont révélé l'existence, dans les Levures, d'une forte quantité d'acides nucléiques et qu'il est peu vraisemblable que ces acides soient contenus exclusivement dans le noyau, toujours assez petit. On a cherché à vérifier cette hypothèse par des preuves plus ou moins indirectes. C'est ainsi qu'en traitant des extraits de divers Champignons par de la nucléase, Mlle VAN HERWERDEN aurait obtenu la disparition de la métachromatine. Le même auteur a cultivé divers Champignons en milieux complètement dépourvus de phosphates et constaté que ceux-ci ne montrent aucune trace de métachromatine. En transportant ensuite ces mêmes Champignons

en milieu phosphaté, Mlle van Herwerden a obtenu la réapparition immédiate de corpuscules métachromatiques. Enfin, en traitant des Champignons provenant d'un milieu phosphaté et, par conséquent, riches en métachromatine, par une solution diluée de soude, l'auteur a constaté que la métachromatine se dissout et est parvenue à extraire de la solution un composé d'acide nucléique qu'elle n'a pu obtenir en traitant de la même manière une culture en milieu dépourvu de phosphates et dans laquelle le Champignon ne présentait pas de métachromatine.

De son côté, Zickes a montré que la peptone, le sulfate d'ammonium et l'asparagine ont un rôle dans la formation de la métachromatine des Levures et que le phosphore est indispensable. Il a constaté également que les cellules de Levures privées de métachromatine, à la suite d'une culture en milieu dépourvu de phosphore, en reforment, quand on ajoute du phosphore à ce milieu. Ce savant admet que la métachromatine appartient au groupe des nucléoprotéides et serait parvenu à déceler dans les corpuscules métachromatiques la présence d'acide phosphorique aussi bien que de bases nucléiques. F. Arloing et Richard ont montré aussi que l'on peut faire apparaître des corpuscules métachromatiques dans le Bacille pseudo-diphtérique qui n'en renferme pas normalement, en le cultivant dans des milieux riches en phosphore.

Alexeieff constate que les corpuscules métachromatiques des bacilles ingérés par le *Cercomonas fusiformis* résistent à la destruction des Bacilles et se retrouvent ensuite dans la vacuole digestive qui les expulse ailleurs. Il en conclut à leur nature nucléoprotéique ; mais, en raison de leur métachromasie, il les rapproche de la mucine, rapprochement admis également par Rachinsa.

Récemment, Wermel et Sassuchine prétendent avoir obtenu sur les corpuscules métachromatiques les réactions des protéides (réaction de Millon, notamment) et, se fondant, comme Alexeieff et Rachinsa, sur la métachromasie de ces corps, propriété qui leur est commune avec la mucine, soutiennent que la métachromatine serait une mucine particulière renfermant de l'acide nucléique. Par contre, Glaubnitz a constaté que l'acide nucléique se rencontre, dans diverses Levures, dans des proportions beaucoup moins élevées que la métachromatine. C'est ainsi, par exemple, que, dans une Levure viennoise, il trouve de la métachromatine dans toutes les cellules, tandis qu'il ne peut déceler la présence d'acide nucléique que dans 40 % des cellules. Enfin, une Levure de distillerie s'est montrée exempte d'acide nucléique et renfermait cependant de nombreux corpuscules métachromatiques. Il semble, toutefois, vraisemblable d'admettre que la métachromatine est un composé d'acide nucléique, car Reichenow a montré que les corpuscules métachromatiques offrent la réaction de Feulgen.

d) *Rôle.* — Le rôle de la métachromatine est mieux connu. Deux opinions ont été formulées relativement à cette question. Les bactériologistes ont cru constater que les Bactéries pathogènes seraient plus riches en métachromatine que les Bactéries saprophytes. C'est ainsi que cette substance se rencontre constamment dans les Bacilles diphtériques et fait

défaut dans les Bacilles pseudodiphtériques, propriété que l'on a utilisée pour différencier ces Bactéries. On a donc pensé que les corpuscules métachromatiques pourraient représenter des grains de toxigène c'est-à-dire d'une substance destinée à le transformer en toxine. Certains bactériologistes ont cru même constater une relation entre la richesse des Bactéries en métachromatine et leur degré de virulence (Marx et Woithe). Behring, enfin, a été amené à admettre que la métachromatine correspondrait, dans le Bacille de Koch, à la tuberculine. Cette opinion, abandonnée pendant un certain temps, fut ensuite reprise et généralisée par Henneberg, puis Alexeieff qui admettent que la métachromatine représenterait à la fois les toxines et les diastases, substances qui, bien que très variées, se rapprocheraient par des propriétés histochimiques communes. C'est ainsi qu'Henneberg a cherché à établir une relation entre les corpuscules métachromatiques et le pouvoir de fermentation des Levures : selon lui, plus une Levure serait riche en métachromatine et plus son pouvoir de fermentation serait élevé ; d'autre part, l'addition de phosphore à la culture, qui a une action sur la formation de la zymase, augmente notablement la proportion de métachromatine dans une Levure. Ce savant conclut donc que la métachromatine correspondrait, dans les Levures, à la zymase.

Henneberg croit constater, d'autre part, une relation entre la richesse en métachromatine des Bactéries et leur pouvoir de fermentation. Alexeieff émet la même opinion et admet que la métachromatine des Bactéries butyriques correspond à la *butyrase*.

La seconde opinion a été soutenue, pour la première fois, par Guilliermond, puis admise par A. Meyer, ainsi que par la plupart des botanistes. Elle consiste à considérer la métachromatine comme une subsance de réserve ; elle est fondée sur les recherches de Guilliermond sur l'évolution des corpuscules métachromatiques dans les Levures. Cet auteur a montré que la métachromatine existe en plus ou moins grande abondance dans les cellules de Levures pendant toute la période végétative, sans que rien ne permette d'obtenir une indication quelconque sur son rôle (fig. 280, *1* à *5*). Mais il n'en est plus de même pendant la sporulation.

On sait que les asques renferment d'abord un unique noyau qui subit plusieurs mitoses successives, deux ou trois, selon qu'il se formera quatre ou huit ascospores ; ces noyaux sont localisés dans une petite portion de cytoplasme dense, destinée à former les ascospores, et qu'on désigne sous le nom de *plasme sporogène* ; tout le reste du cytoplasme, c'est-à-dire la majeure partie, se remplit de produits de réserve, glycogène et graisses, et sert à nourrir les ascospores pendant leur croissance. On donne à cette partie du cytoplasme le nom d'*épiplasme* ou *plasme nourricier*. Les ascospores, d'abord très petites, grossissent peu à peu en absorbant l'épiplasme et finissent par occuper tout le volume de l'asque. Or, Guilliermond a démontré que, pendant le développement de l'asque, (fig. 280, *6* à *10*), l'épiplasme se remplit de petites vacuoles très riches en métachromatine : cette substance s'accumule donc dans l'épiplasme, en même temps que du glycogène et des graisses, et est utilisée, comme ces

derniers produits, à la croissance des ascospores. La métachromatine est donc absorbée, avec tout l'épiplasme, par les ascospores et, lorsque celles-ci sont mûres, on voit apparaître dans leur intérieur de petites vacuoles remplies de métachromatine.

Le même auteur a constaté des phénomènes semblables pendant la formation de l'asque, dans un grand nombre d'Ascomycètes supérieurs (Pézizinées). Les jeunes asques de ces Champignons renferment, au début de leur formation, de petites vacuoles dans lesquelles s'accumulent la métachromatine (fig. 281, A, B, C) ; ces petites vacuoles sont localisées

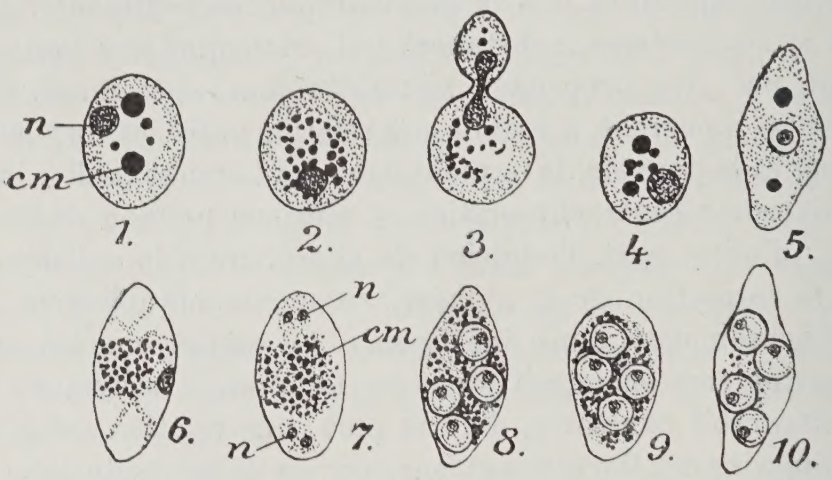


FIG. 280. — Corpuscules métachromatiques des Levures. — 1 à 4, cellules de *Saccharomyces cerevisiæ* au début de leur développement ; *n*, noyau (teint en bleu pâle dans la préparation) ; *cm*, corpuscules métachromatiques (teints en rouge foncé dans la préparation) localisés dans les vacuoles. Dans la fig. 3, la cellule est en voie de division (bourgeonnement). — 5, Cellule de *Saccharomycodes Ludwigii*, avec un noyau et deux vacuoles renfermant chacune un corpuscule métachromatique. — 6, Cellule de la même Levure, se préparant à devenir un asque : accumulation de métachromatine dans les vacuoles. — 7, Cellule devenue jeune asque (après la seconde mitose) : *n*, noyau ; *cm*, corpuscules métachromatiques. — 8 et 9, jeunes asques ; les ascospores sont entourées d'un épiplasme rempli de métachromatine. — 10, asque plus âgé : les corpuscules métachromatiques ont presque complètement disparu (fixation par le liquide de Bouin, et coloration par l'hématéine ; d'après GUILLIERMOND, 1902).

aux deux pôles de l'asque, le centre étant occupé par le plasme sporogène aux dépens duquel se forment les ascospores. Pendant la formation de ces dernières, on constate que la métachromatine subit la même évolution que le glycogène et les graisses qui coexistent avec elle, dans l'épiplasme : elle disparaît progressivement (fig. 281, D, E), absorbée par les ascospores, et, lorsqu'elle a disparu de l'épiplasme, on la voit apparaître dans ces dernières. Il est impossible, d'autre part, de regarder la métachromatine comme une diastase qui interviendrait dans la digestion de la graisse ou du glycogène, car il n'y a aucune relation entre ces trois substances ; si, dans la plupart des espèces, l'épiplasme est riche en métachromatine, il en existe quelques-unes dans lesquelles ce produit fait défaut et où l'on ne trouve que du glycogène et des graisses. Pendant la sporulation des Bactéries, les corpuscules métachromatiques subsistent également dans le cytoplasme, non utilisé à la formation de la spore, et sont

peu à peu absorbés pendant la croissance de celle-ci. Les corpuscules métachromatiques s'accumulent, d'ailleurs, dans tous les organes de fructification des Champignons : basides, appareils conidiens (fig. 281, II) et s'introduisent dans les basides et les conidies, etc... (Guilliermond, Woronichine). Ils sont très nombreux dans les sclérotes (Beauverie et Guilliermond). Reichenow, enfin, a montré que, chez *Hæmatococcus pluvialis*, les corpuscules métachromatiques disparaissent pendant la division nucléaire.

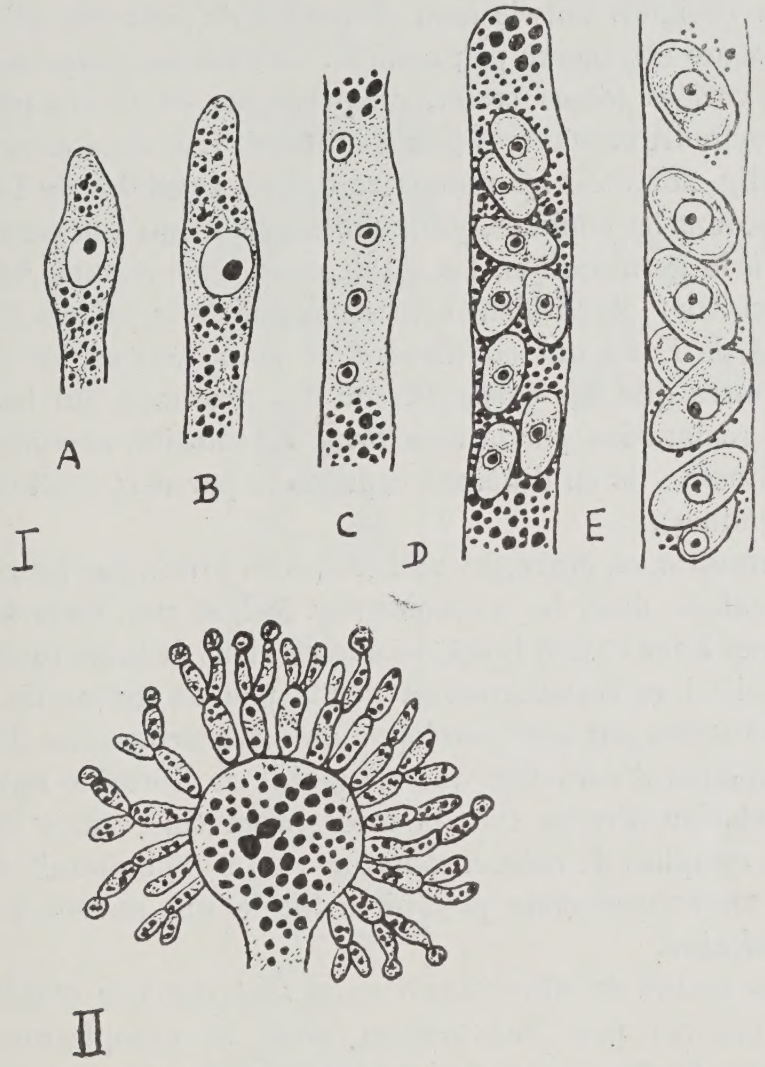


Fig. 281. — I. Evolution des corpuscules métachromatiques dans l'asque d'*Aleuria cerea*. On voit que ces corps augmentent pendant le développement de l'asque, s'accumulent dans l'épiplasme et sont absorbés par les ascospores pendant leur croissance (D et E). — II. Conidiophore de *Sterigmatocystis nigra*. On y voit de nombreux corpuscules métachromatiques (fixation par le liquide de Bouin et coloration au bleu de Unna).

D'autre part, dans des recherches plus récentes, Mlle van Herwerden a combattu les idées de Henneberg et montré que l'on peut obtenir une fermentation très active avec des Levures que l'on a débarrassées de leur métachromatine, par une culture en milieu dépourvu de phosphore. Elle admet que la métachromatine est une réserve qui, sous l'influence d'une nucléase, libérerait de la nucléine ; celle-ci pourrait influencer la zymase par le phosphore qu'elle contient. Zickes, de son côté, arrive à des résultats

analogues. Il semble donc aujourd'hui définitivement démontré que la métachromatine est un produit de réserve.

CORPS DE CONSTITUTION CHIMIQUE MAL DÉTERMINÉE

Zopf a décrit, dans le cytoplasme de certaines Erysiphacées, des corpuscules qu'il a désignés sous le nom de *grains de fibrosine* (*Fibrosinkörper*) et dont la nature est encore peu connue. Ce sont des corps de 0,5 à 2 μ, de formes très variées (coins creux, disques plus ou moins plats, troncs de cône creux, cylindre creux) très peu solubles et très résistants aux acides et aux alcalis (fig. 282). On les rencontre dans les cellules de l'appareil conidien, surtout dans les conidies, où ils subsistent jusqu'à la germination. Leur disparition, à la germination, les a fait considérer comme des produits de réserve. Selon Zopf, ils seraient constitués par de la callose. Les recherches, plus récentes, de Foëx ont confirmé, à ce point de vue, les conclusions de Zopf, et montré que ces corps offrent des réactions qui les rapprochent de la callose (coloration par la rosazurine en solution alcaline après traitement par potasse : ils en diffèrent cependant par leur insolubilité dans les solutions alcalines).

Il semble résulter, en outre, des recherches de Foëx, que les grains de fibrosine sont localisés dans les vacuoles (fig. 282) et non dans le cytoplasme, comme l'admet Zopf : selon Foëx, ils dériveraient de la métachromatine des vacuoles ; celle-ci se transformerait peu à peu en grains de fibrosine qui resteraient entourés par une enveloppe de métachromatine Il nous semble plus vraisemblable d'admettre que les grains de fibrosine représentent des corps sans relation directe avec la métachromatine, mais naissant dans des vacuoles remplies de métachromatine ; on s'expliquerait ainsi qu'après fixation, la métachromatine précipitée forme une enveloppe autour des grains de fibrosine.

A côté des grains de fibrosine, il nous faut signaler d'autres corps qui ont été rencontrés par Pringsheim dans le cytoplasme de certaines Leptomitacées (*Leptomitus*) et désignés sous le nom de « *grains de celluline* » (*Cellulinkörner*). Ce sont des corps réfringents, parfois polyédriques, mais le plus souvent sphériques, qui montrent dans leur intérieur des zones concentriques. Ils sont insolubles dans les alcalis, même concentrés, mais solubles dans l'acide sulfurique et le chloriodure de zinc concentré ; leur nature chimique est encore inconnue. Ils ont été considérés comme constitués par de la paracellulose.

Les recherches plus récentes de Guilliermond sur un *Leptomitus* ont montré que ces corps, au nombre de 1 à 2 dans chacun des segments des filaments qui se trouvent séparés par des étranglements, se présentent sous forme de gros corps réfringents, à striation concentrique, se déplaçant lentement (fig. 283). Ils n'ont aucune biréfringence. Ils ne réduisent pas l'acide osmique, ne se colorent pas par l'iode et prennent, avec les colo-

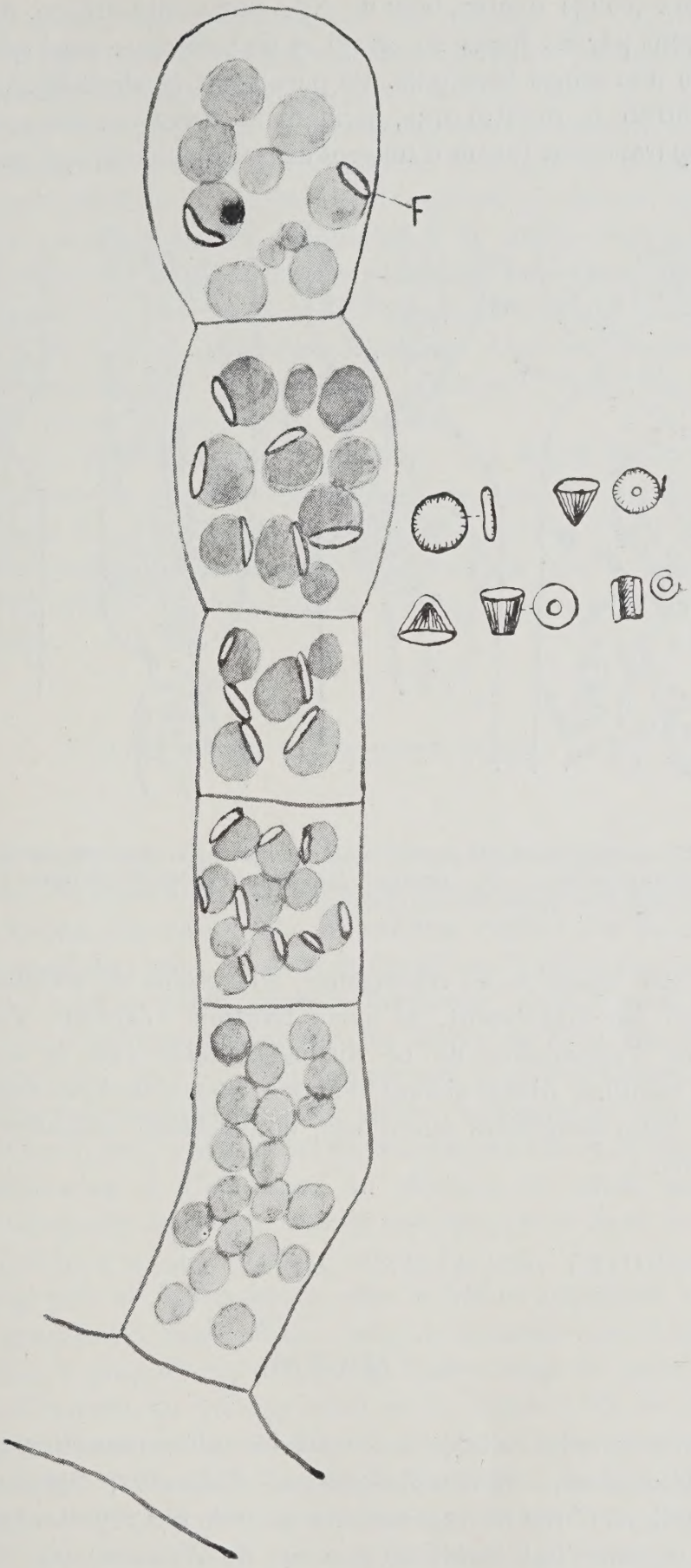


FIG. 282. — Grains de fibrosine (F) dans les vacuoles d'un conidiophore de *Podosphæra leucotricha* (coloration vitale par le bleu de crésyl ; d'après FOËX, 1925). — *A droite*, grains de fibrosine isolés (d'après KLEIN).

rants vitaux (rouge neutre, bleu de Nil,) une teinte diffuse. Après fixation, ils se colorent par les bleus de crésyl et de toluidine, ainsi que par l'hématéine, avec une teinte bleu pâle. Ils paraissent localisés dans les vacuoles. Guilliermond a montré que, pendant la formation des zoosporanges, la cloison apparaît sous forme d'un gros disque biconvexe qui ressemble beau-

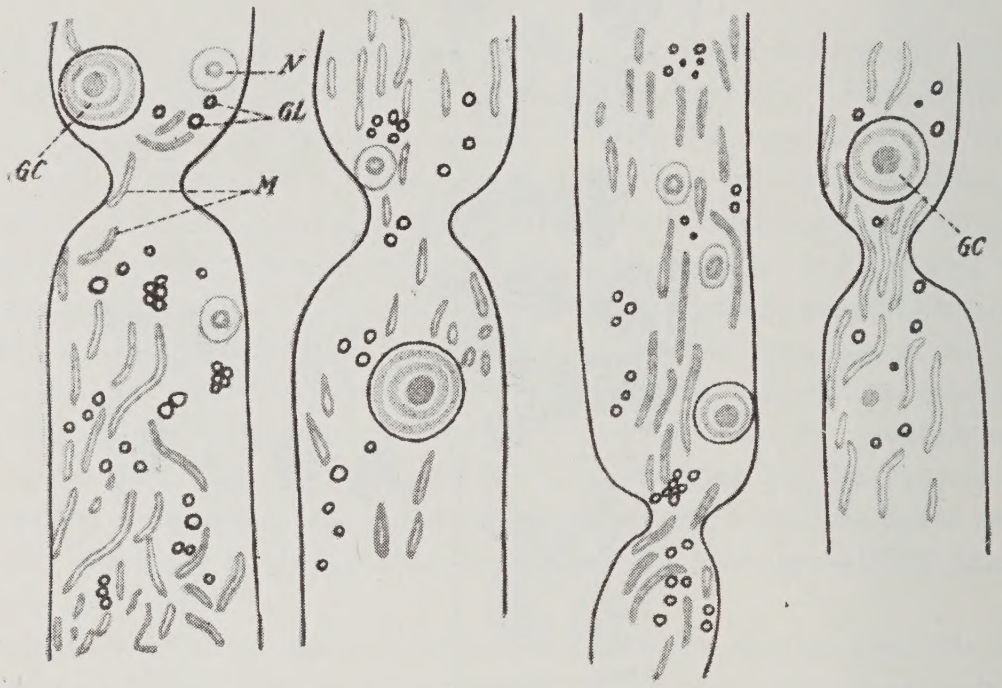


Fig. 283. — Fragments de siphons de *Leptomitus* sp. observés sur le vivant. — M, chondriosomes ; N, noyaux ; Gl, granulations lipoïdiques ; GC, grains de celluline (d'après Guilliermond, 1922).

coup, par son aspect et sa réfringence, aux grains de celluline, bien qu'il ne se colore pas vitalement, ni après fixation. L'auteur, s'appuyant sur le fait que l'apparition de ce disque coïncide avec le moment où les grains de celluline disparaissent, suppose que ce sont ces derniers qui, en modifiant leurs propriétés chimiques, donneraient naissance à la cloison transversale.

PRODUITS LOCALISÉS DANS LE CYTOPLASME

SOUFRE

On trouve dans les cellules des Bactéries sulfureuses (*Beggiatoa*, *Chromatium*, *Achromatium*, *Rhabdochromatium*, *Thiocystis*, *Ophidomonas*, etc.) des granulations d'une réfringence très accusée qui représentent des dépôts de soufre, comme l'ont établi les travaux de Winogradski et de Cramer. Ces granulations sont insolubles dans l'eau et l'acide chlorhydrique. Elles se dissolvent dans le sulfure de carbone, et, par évaporation de ce réactif, on obtient des cristaux de soufre. Ces granulations, dont la quantité

varie beaucoup selon l'état physiologique des cellules, ont été considérées comme localisées, non dans le cytoplasme, mais dans de petites vacuoles. Il semble, au contraire, qu'elles soient toujours situées dans e cytoplasme, car les colorations vitales mettent en évidence, dans ces Bactéries, de petites vacuoles renfermant de la métachromatine et l'on peut se rendre compte ainsi que les granulations de soufre sont toujours en dehors de celles-ci (Guilliermond, A. Petit). Ces granulations de soufre représentent un produit intermédiaire de la fermentation sulfureuse provoquée par ces Bactéries. Elles résultent de l'oxydation de l'hydrogène sulfuré qui est transformé en eau et en soufre ; ce dernier se dépose dans le cytoplasme sous forme de grains destinés, par une nouvelle oyxdation, à être transformés en acide sulfurique qui est rejeté hors de la cellule.

Les travaux de Winogradsky et Corsini ont établi que ces grains offrent la consistance de gouttelettes semi-fluides, pouvant confluer à 70° ; ils seraient donc à l'état colloïdal, et semblables à ceux que l'on obtient en traitant une solution de pentasulfure de calcium par l'acide chlorhydrique : il se forme ainsi une émulsion de soufre dont les particules ont les mêmes propriétés.

IODUQUES ET BROMUQUES

On a, depuis longtemps, observé, chez diverses Rhodophycées (*Bonnemaisonia*, *Trailliella*, *Antithamnion*, *Antithamnionella*, certains *Ceramium*, etc...), des cellules spéciales, plus petites que les cellules végétatives banales parmi lesquelles elles sont disposées, et dont la cavité est à peu près entièrement occupée par une matière extrêmement réfringente ; c'est à peine si, autour de cette inclusion relativement énorme, on distingue, dans une très mince couche cytoplasmique, une ou deux minuscules vacuoles (*Bonnemaisonia*, Mangenot : observations inédites) ou de petits rhodoplastes (*Antithamnion*, Kylin, Sauvageau), plus rarement un noyau (*Antithamnion*, Nestler) ; chez certains *Antithamnion* ou *Ceramium*, on observe, en outre, noyés dans la substance réfringente de chaque cellule spéciale, un ou deux cristalloïdes protéiques.

Chez *Asparagopsis* et *Falkenbergia*, une inclusion sphérique ou ovoïde, homogène ou granuleuse, mais offrant toujours le même aspect très réfringent, existe dans la plupart des cellules du thalle; mais, ici, cette inclusion est petite, relativement au volume total de la cellule ; elle est complètement enveloppée, comme le noyau et les rhodoplastes, par le mince revêtement cytoplasmique qui entoure la grande vacuole, dans laquelle elle fait légèrement saillie. D'après les recherches de Kylin sur *Falkenbergia Hillebrandii* (*F. Doubletii* Sauv.), cette inclusion constituerait, à elle seule, une cellule profondément transformée et exclusivement occupée par la matière réfringente ; dans les parties jeunes du thalle, en effet, on peut apercevoir que chaque cellule végétative détache, par une cloison, une

minuscule cellule annexe : celle-ci, en même temps qu'elle s'accroît faiblement et, surtout, se différencie, est peu à peu entourée par la cellule végétative qui lui a donné naissance, puis finit par se trouver entièrement englobée dans cette dernière.

Chez toutes ces Algues, c'est-à-dire chez *Bonnemaisonnia*, *Trailliella*, *Antithamnion*, *Antithamnionella*, *Ceramium*, *Asparagopsis*, *Falkenbergia*, etc... existent donc des cellules spéciales, caractérisées par la présence, à leur intérieur, d'une inclusion réfringente relativement énorme, occupant la plus grande partie ou même la totalité du volume cellulaire. Ces cellules spéciales, généralement appelées « Blasenzellen », ont été l'objet des interprétations les plus diverses. Celles d'*Antithamnion* furent considérées par Naegeli (1861) comme des cellules-mères avortées de spores, par Cohn (1867) comme des galles provoquées par un *Chytridium*, par Berthold (1882) comme des cellules à réserves, par Bruns (1894) comme des sortes de lentilles ayant pour effet de concentrer, en certains points, les rayons lumineux. La même année (1894), cependant, Golenkine découvrit un fait qui orienta aussitôt, dans un sens tout différent, les essais d'interprétation de ces cellules : il fit connaître que *Bonnemaisonia asparagoides* bleuit le papier amidonné sur lequel on prépare des exemplaires d'herbier ; il eut alors l'idée de monter, entre lame et lamelle, dans une goutte d'empois d'amidon, quelques fragments de la plante fraîche : au contact de l'Algue, comprimée sous la lamelle, le réactif ne tarda pas à virer au bleu, mais, d'abord, en des points déterminés répondant à l'emplacement des « Blasenzellen » : ces cellules sont donc susceptibles de dégager de l'iode libre. Les travaux de Kylin et de Sauvageau montrèrent ensuite que, dans les genres *Asparagopsis*, *Falkenbergia* et *Trailliella*, les cellules spéciales se comportent sensiblement comme chez *Bonnemaisonia* : leur existence est évidemment en rapport avec la richesse en iode de ces Algues et leur rôle dans le métabolisme de ce métalloïde n'est pas douteux. Par contre, les « Blasenzellen » des *Antithamnion* et des *Ceramium* ont une signification tout autre, car elles ne dégagent jamais d'iode ; en 1911, Schussnig les interprétait encore comme représentant de minuscules flotteurs ; Sauvageau les a récemment considérées comme des *réservoirs à brome* : il les a nommées *bromuques* (de ουχος = contenant) et les oppose ainsi aux *ioduques*, éléments spéciaux des *Bonnemaisonia*, *Trailliella*, *Asparagopsis* et *Falkenbergia*. On envisagera successivement ioduques et bromuques en indiquant, pour chacun d'eux, leurs caractères spéciaux les plus remarquables.

Les ioduques. — Les ioduques (fig. 284, *3*, *4*, *6*) sont connus grâce aux recherches de Golenkine, Kylin, Schussnig, Chemin, P. Dangeard, Mangenot et, surtout, grâce aux travaux de Sauvageau.

Le caractère cytologique essentiel des ioduques est constitué par la matière réfringente qui occupe la plus grande partie, sinon la totalité de leur volume, lorsqu'ils sont complètement différenciés. La signification cytologique de cette inclusion est encore très obscure ; Sauvageau et Pierre Dangeard l'ont parfois désignée sous le nom de *vacuole* ; de fait, chez *Bonnemaisonia* (Mangenot), dont les ioduques sont relativement peu

différenciés, la matière réfringente paraît constituer une vacuole spéciale, d'aspect comparable à celui des vacuoles tanoïdiques spéciales de certaines plantes (Cf. p. 307), à côté des minuscules vacuoles banales. Il n'est

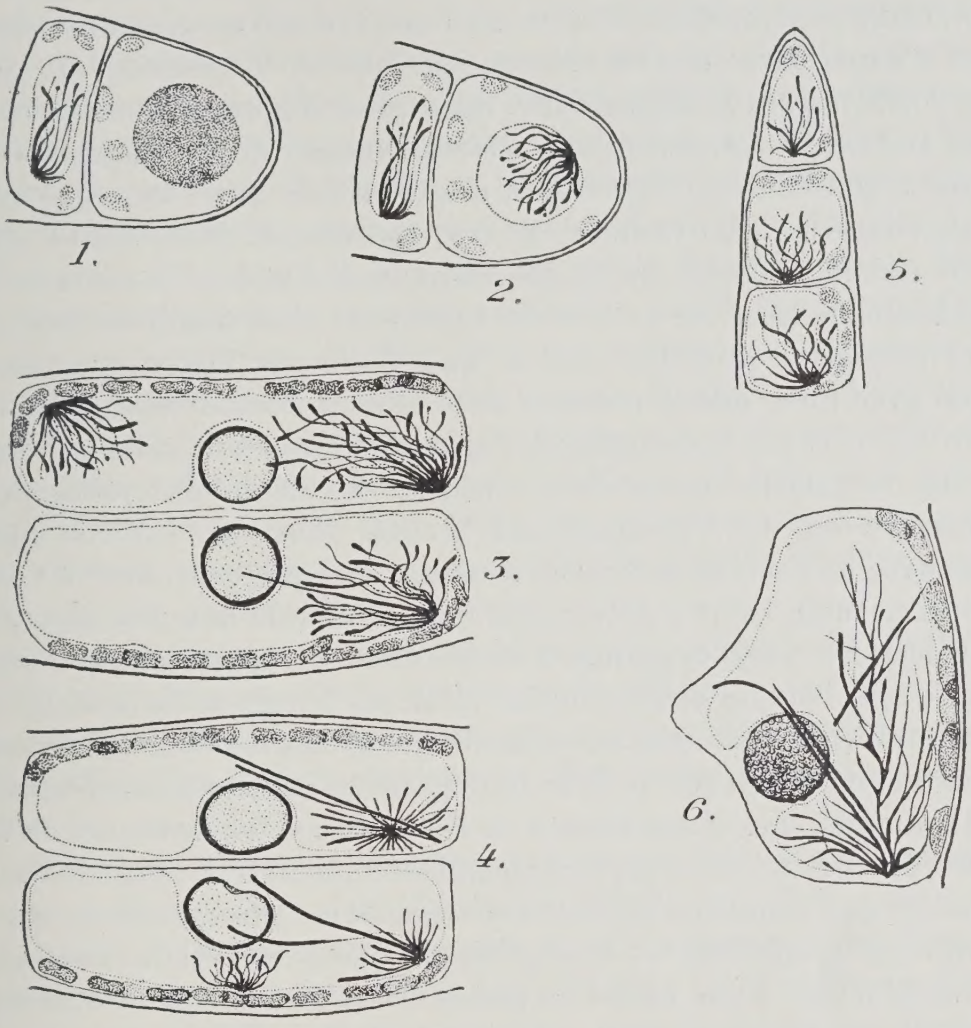


Fig. 284. — 1, Cellules apicale et subapicale de *Falkenbergia Doubletii* colorées par le bleu de crésyl (*in vivo*) : on observe, dans le cytoplasme, quelques plastes et une vacuole ; la vacuole de la cellule apicale est uniformément colorée ; la vacuole de la cellule subapicale contient les cristaux rouges indiquant la présence d'iodures. — 2. Mêmes cellules, quelques instants plus tard : des cristaux rouges se sont formés dans la vacuole de la cellule apicale. — 3 et 4, Cellules adultes de *F. Doubletii* colorées, *in vivo*, par le bleu de crésyl ; dans la couche de cytoplasme entourant la grande vacuole (contenant des bouquets de cristaux rouges, indice de la présence d'iodures) on observe des rhodoplastes et un ioduque. — 5, Cellules apicale et subapicales d'*Asparagopsis armata*, colorées par le bleu de crésyl ; la vacuole de chaque cellule contient un bouquet de cristaux rouges. — 6, Cellule adulte de la même Algue ; colorée par le bleu de crésyl ; la vacuole contient un bouquet de cristaux rouges ; dans le cytoplasme, quelques rhodoplastes et un ioduque (d'après Mangenot, 1927).

cependant pas possible d'affirmer que l'inclusion réfringente est vraiment une vacuole, au sens rigoureux du terme : si les colorants vitaux (bleu de crésyl) y peuvent pénétrer, ils l'altèrent aussitôt et provoquent son éclatement.

La composition chimique de l'inclusion réfringente est inconnue. On sait

seulement qu'il ne s'agit pas là d'une matière protéique ou phénolique, car la réaction de Millon est négative (*Trailliella*, KYLIN).

Mais des résultats très importants ont été acquis concernant les rapports entre les ioduques et l'émission d'iode.

Après GOLENKINE, dont les observations ont été relatées plus haut, KYLIN, CHEMIN et, surtout, SAUVAGEAU ont exécuté un grand nombre d'essais ou d'expériences sur les cellules spéciales de *Bonnemaisonia asparagoides*, *Falkenbergia Doubletii* Sauv. (identique, d'après KYLIN, à *F. Hillebrandii* Batters) et *Asparagopsis armata*. Aucune de ces Algues ne bleuit l'amidon à son contact, c'est-à-dire n'émet d'iode libre, tant que ces cellules sont intactes (SAUVAGEAU, KYLIN, CHEMIN, P. DANGEARD) ; mais la moindre lésion détermine un bleuissement *immédiat*, dont le point de départ est évidemment situé au niveau des ioduques ; c'est manifestement de ces cellules spéciales, et d'elles seules, que s'échappe l'iode. SAUVAGEAU a souligné avec force que la réaction se produit *instantanément* après l'intervention de la cause traumatisante, si minime que soit celle-ci : un choc léger sur la lamelle recouvrant quelques filaments d'*Asparagopsis*, de *Falkenbergia* ou de *Bonnemaisonia*, montés dans un empois d'amidon préparé avec de l'eau de mer, constituant, par conséquent, pour les cellules, un milieu naturel, suffit à déterminer l'apparition de la teinte bleue. L'emploi du bleu de crésyl a permis à SAUVAGEAU de constater des faits intéressants : sous l'action de ce colorant vital, des bouquets de cristaux rouges apparaissent (fig. 284) dans les vacuoles de toutes les cellules, phénomène qui indique, on le sait (Cf. p. 576), la présence d'iodures dissous dans le suc vacuolaire ; puis, chez *Asparagopsis* et *Falkenbergia* (les ioduques de *Bonnemaisonia* paraissent se comporter assez différemment à ce point de vue, mais sont encore mal connus), l'inclusion réfringente se colore en bleu vert ou en vert, devient granuleuse et éclate, tandis que sa substance s'échappe au dehors sous forme d'une masse de grains verts. Or, lorsqu'on dépose, dans une goutte de bleu de crésyl, un cristal d'iode, celui-ci s'entoure d'une auréole verte granuleuse. Tous ces faits ont conduit GOLENKINE, puis SAUVAGEAU, à affirmer que de l'iode à l'état libre existe à l'intérieur de l'ioduque ; SAUVAGEAU estime que l'instantanéité des réactions exclut la possibilité de la présence, dans l'ioduque, d'un composé iodé, même très labile. Mais cette conclusion n'a pas été généralement acceptée : MOLISCH, puis CHEMIN et LEGENDRE, CHEMIN et enfin, KYLIN, l'ont combattue au moyen de divers arguments, en général, d'ailleurs, plus ou moins discutables ; de certaines critiques de MOLISCH et de KYLIN, toutefois, on retiendra que l'émission d'iode libre au moment de l'éclatement de l'iodure peut être interprétée sans recourir à la notion d'une préexistence du métalloïde sous cette forme dans l'ioduque intact ; mais, s'il n'est pas rigoureusement prouvé que l'ioduque contienne de l'iode à l'état libre, il n'est pas non plus démontré qu'il n'en renferme point.

Cette conclusion vaut pour *Asparagopsis*, *Falkenbergia* et, sans doute aussi, *Bonnemaisonia*. Mais *Trailliella*, pourvue, cependant, d'ioduques apparemment identiques à ceux des espèces précédentes, se comporte tout

autrement qu'elles au point de vue de l'émission d'iode. Kylin, Schussnig et P. Dangeard sont, en effet, d'accord pour affirmer que *Tr. intricata* ne dégage pas d'iode libre lorsqu'elle est lésée ; elle ne bleuit pas le papier sur lequel on la prépare; mais l'émission d'iode se produit dès que l'on touche l'Algue avec un acide (HCl à 5 % par exemple). Ainsi, cette plante ne contient certainement pas d'iode libre, mais exclusivement des composés iodés, soit une combinaison iodée labile, soit des iodures que l'acide, en présence d'un oxydant pouvant exister dans les cellules, suffirait à décomposer.

Les bromuques. — Les bromuques ont été étudiés par Nestler, Kylin, Schussnig et, surtout, Sauvageau. Ils ressemblent apparemment aux ioduques et leur caractère cytologique essentiel est constitué par l'inclusion réfringente qui occupe la plus grande partie de leur volume. Mais la signification cytologique de ce corps réfringent paraît être moins obscure dans le cas des bromuques que dans celui des ioduques : il semble, en effet, que l'on puisse considérer comme une vacuole l'inclusion réfringente des bromuques : on peut la plasmolyser au moyen d'eau de mer additionnée de 9% de ClNa ; elle éclate dans l'eau distillée où sa substance paraît se dissoudre (Sauvageau) ; elle fixe, enfin, les colorants vitaux, comme le fait une véritable vacuole, sans qu'apparaissent aussitôt de graves altérations (Mangenot : observations inédites).

On sait, en outre, que la matière réfringente présente la réaction de Millon (Nestler, Kylin, Sauvageau) ; or, la solubilité probable de cette matière dans l'eau distillée indiquerait qu'il ne s'agit sans doute pas là d'un protéide, mais, plus vraisemblablement, d'un composé phénolique (Sauvageau).

Moins incomplètes sont les données acquises par Sauvageau concernant l'existence de brome libre dans l'inclusion réfringente. Sauvageau traite des fragments d'*Antithamnion Plumula* et d'*Antithamnionella Sarniensis* par une solution de fluorescéine dans l'eau distillée : les bromuques éclatent sous l'action du liquide, très hypotonique ; mais la substance réfringente est, sans doute par suite de la présence de fluorescéine, aussitôt coagulée et apparaît sous l'aspect d'un grumeau coloré en un rouge de nuance éosine ; or l'éosine est, on le sait, un dérivé bromé de la fluorescéine: Pour obtenir une preuve, Sauvageau a analysé, au microspectroscope, la lumière transmise par des bromuques rougis au moyen de la fluorescéine : le spectre obtenu présentait une bande noire dans le bleu, au contact du vert ; il était identique au spectre d'une éosine préparée en traitant, par une goutte d'eau de brome, la même solution de fluorescéine. Cette expérience a été pratiquée sur des bromuques d'un *Antithamnion Plumula* conservé en herbier pendant 19 ans ; la résistance de ces cellules spéciales est, en effet, tout à fait remarquable : même quand l'Algue est abandonnée à la putréfaction, les bromuques demeurent apparemment presque intacts et ne cessent de réagir à la fluorescéine, alors que le reste du thalle est détruit. Le brome serait donc aussi solidement fixé à la substance du bromuque que l'iode s'échappe facilement de celle de l'ioduque.

Mais il ne semble pas que cette interprétation du bromuque, telle qu'elle se

dégage des premières recherches de SAUVAGEAU, puisse être acceptée comme définitive. Sous l'influence de critiques émises par KYLIN, SAUVAGEAU a, lui-même, reconnu que la présence de brome libre à l'intérieur des cellules spéciales des *Antithamnion* et *Antithamnionella* restait, dans une certaine mesure, discutable : le fait que les bromuques fixent, non seulement la fluorescéine, mais encore les diverses éosines, les ressemblances entre le spectre d'absorption des éosines et celui de la fluorescéine, doivent inciter à la prudence. Les conclusions de SAUVAGEAU sont cependant séduisantes et, si l'on préférait les écarter comme insuffisamment démontrées, il faudrait alors reconnaître, en l'absence de toute autre hypothèse, que la signification des cellules spéciales des *Antithamnion*, *Antithamnionella* et *Ceramium* reste absolument inconnue.

LIPIDES

Il ne paraît pas exister de cellules végétales qui ne renferment de granulations lipoïdiques. Mais il est extrêmement difficile de préciser la nature de ces granulations. Nous avons vu qu'il y a lieu de distinguer parmi les lipides : les *lipides ternaires* (*glycérides* et *stérides*), et les *lipides complexes* (*phospholipides* et *phosphoaminolipides*). Il est donc difficile de savoir exactement si ces granulations représentent des glycérides ou des lipides plus complexes, tels que les lécithines, par exemple. L'analyse macrochimique des plantes révèle, comme nous l'avons dit, une grande quantité de lécithines. On peut admettre qu'une part mportante de ces lipides est unie aux protéides et appartient au complexe lipoprotéique qui constitue le cytoplasme et le chondriome. Mais il est possible aussi qu'une partie des lécithines soit à l'état libre dans le cytoplasme. Nous verrons, d'ailleurs, que la plupart des granulations lipoïdiques du cytoplasme sont constituées par un mélange de glycérides et de lécithines. Rappelons, enfin, que, pour certains physiologistes, les lécithines se comporteraient comme des produits de réserve.

Nous avons indiqué précédemment la constitution des lécithines. Il nous reste à définir, en quelques mots, les glycérides qui, évidemment, paraissent constituer les plus nombreuses de ces granulations.

Les glycérides ou corps gras sont des éthers sels formés par l'union du glycérol avec un acide gras (acides palmitique, laurique, oléique, stéarique, ricinoléique, margarique, etc...). Les glycérides sont de deux sortes : les uns sont liquides à température ordinaire ; on leur donne alors le nom d'*huile* (huiles d'olive, de Ricin, de Chanvre, de Colza, de Noyer, etc...). Les autres offrent la consistance des graisses animales et ne fondent qu'à 30° ; on donne souvent à ces dernières le nom de *beurres* (beurre de Cacao, extrait de la graine de *Theobroma Cacao*). Les glycérides sont solubles dans l'éther, la benzine, le chloroforme, le sulfure de carbone et souvent l'alcool. En présence des alcalis (potasse ou soude), les glycérides se résolvent en

glycérol et acides gras et ces derniers s'unissent à la base pour former des sels alcalins appelés *savons*. Cette saponification peut être effectuée sur des coupes de tissus et observée sous le microscope : les granulations lipidiques se transforment alors en amas de minuscules cristaux de savon qu'on peut déterminer au microscope polarisant. On emploie ce procédé pour distinguer les granulations lipoïdiques des granulations d'essences. Les granulations lipoïdiques se présentent sous forme de gouttelettes, très réfringentes, de dimensions très variables, que l'on peut caractériser, en dehors de leur solubilité, par un certain nombre de réactions: les granulations lipoïdiques réduisent l'acide osmique et prennent à son contact une teinte brune, propriété due au pouvoir réducteur des acides gras dont elles renferment toujours une certaine quantité. Un certain nombre de colorants capables de se dissoudre dans les lipides permettent de les colorer : ce sont le Soudan III, le rouge écarlate, la teinture d'Alkanna et même les colorants vitaux tels que le chlorhydrate de bleu de Nil et le bleu d'indophénol. La chlorophylle, également très soluble dans les lipoïdes, est capable de les colorer.

En général, les granulations lipoïdiques sont constituées par un mélange de plusieurs glycérides différents. En outre, elles tiennent souvent en dissolution des acides gras libres (acide stéarique, oléique, etc...) et d'autres lipides (lécithines et stérides). On verra plus loin qu'elles peuvent aussi renfermer, à l'état de dissolution, des pigments carotinoïdes. Enfin, il est possible qu'elles contiennent également des essences. C'est pourquoi les inclusions lipoïdiques peuvent être comparées, dans une certaine mesure, aux vacuoles, et on les a souvent considérées comme de vraies « vacuoles » lipidiques, dans lesquelles s'accumuleraient tous les produits du métabolisme solubles dans les lipides.

Granulations lipoïdiques ou microsomes. — On a vu (p. 350) que, dans la plupart des cellules végétales, sinon dans toutes, on trouve une plus ou moins grande quantité de granulations très réfringentes et osmioréductrices qui présentent les caractères des lipides et correspondent aux granulations depuis longtemps décrites sous le nom de *microsomes* (sphérosomes de Dangeard, constituant l'ergastome de cet auteur, ancien sphérome) ; on doit leur réserver le nom de *granulations lipoïdiques* (Guilliermond).

Selon A. Meyer et Crueger, ces grains, que ces auteurs ont nommés *Mesekret* et qu'ils observent surtout dans les cellules du mésophylle, correspondraient aux granulations de même caractère qui se forment dans les plastes (*Autoplastensekret*) : celles-ci représenteraient, comme nous l'avons dit, de l'α-β héxylène-aldéhyde (Cf. p. 572). Elles naîtraient dans les plastes, puis s'en détacheraient et émigreraient dans le cytoplasme. Mais, comme l'ont montré les recherches de Guilliermond et Mangenot, ces granulations ne se forment pas dans les plastes : elles apparaissent directement dans le cytoplasme, puisqu'on les trouve aussi bien dans les cellules des Végétaux verts, dont les plastes ne renferment jamais de granulations lipoïdiques, que dans celles dont les plastes sont très riches en granulations de cette nature ; enfin, on les rencontre dans les Champignons, chez lesquels les chondriosomes ne forment jamais de

granulations semblables. D'autre part, ces granulations n'offrent pas les caractères microchimiques des aldéhydes et ont, au contraire, toutes les réactions des lipides : parfois, elles paraissent représenter de simples graisses neutres, mais, le plus souvent, elles ont une constitution complexe et semblent formées par un mélange de graisses neutres et de graisses phosphorées (lécithines) : en ce cas, on peut les colorer par la méthode de Dietrich, préconisée pour la détection des lécithines.

Ces granulations paraissent représenter parfois des lipides de réserve ; peut-être une partie d'entre elles correspondent-elles à des essences qu'il est si difficile de différencier des lipides ; le plus souvent, comme nous l'avons dit, elles semblent pouvoir être considérées comme résultant d'une séparation partielle des lipoïdes du complexe lipoprotéique qui constitue le cytoplasme et l'on peut admettre que la dégénérescence graisseuse, qui se manifeste dans les cellules à la fin de leur vie, ne serait que l'exagération de ce phénomène qu'on a désigné sous le nom de *lipophanérose*.

Eléoplastes. — Wakker a signalé, pour la première fois, dans les cellules épidermiques de la feuille de *Vanilla planifolia*, ainsi que dans le voile des jeunes racines de la même plante, la présence, dans chaque cellule, d'un corps volumineux, généralement plus gros que le noyau, localisé dans le cytoplasme et au voisinage du noyau. Ce corps apparaît avec un contour irrégulier et se montre constitué par de très nombreuses petites gouttelettes lipoïdiques incluses dans un substratum de nature protéique. L'acide picrique ou la chaleur provoquent l'exsudation de gouttelettes lipoïdiques de ce corps sur toute sa périphérie. Des corps semblables ont été rencontrés par Zimmermann dans l'épiderme d'*Agave americana* et *A. mitis* et des feuilles de *Funkia lancifolia*, *cœrulea*, *Sieboldiana*, de *Dracæna*, *Ornithogalum scilloides*, *Maxillaria picta*, et de quelques Ptéridophytes. Raciborski a observé également les mêmes corps dans *Albuca*, *Funkia* et *Gagea*. Ces corps sont connus sous le nom d'*éléoplastes*, *élaioplastes* ou *oléoplastes* et considérés comme des plastes élaborateurs de lipides. Ils disparaissent à la fin de la végétation. Plus récemment, Politis a montré que les éléoplastes sont extrêmement répandus : ce savant en a trouvé dans 30 espèces de Monocotylédones et dans certaines Malvacées. Selon lui, l'éléoplaste aurait la même constitution que les nucléoles et dériverait du noyau ; il serait capable aussi de se multiplier par division. Beer, au contraire, pense que les éléoplastes représentent les résidus d'une dégénérescence graisseuse des chloroplastes.

Les recherches de Guilliermond ont montré que les éléoplastes n'ont aucune relation ni avec les plastes, ni avec les chondriosomes ordinaires et paraissent résulter simplement de l'agglomération de petites gouttelettes lipoïdiques, primitivement disséminées dans le cytoplasme (fig. 285). Leur constitution chimique paraît assez complexe : ils semblent renfermer des graisses neutres mêlées à des graisses phosphorées et à des acides gras à l'état de liberté. Chacune des granulations lipoïdiques qui les constitue est entourée d'une fine pellicule de nature protéique qui résiste aux solvants des lipides ; après fixation par la méthode de Regaud, l'éléoplaste apparaît ainsi

comme une masse aux contours irréguliers, colorée en gris un peu plus foncé

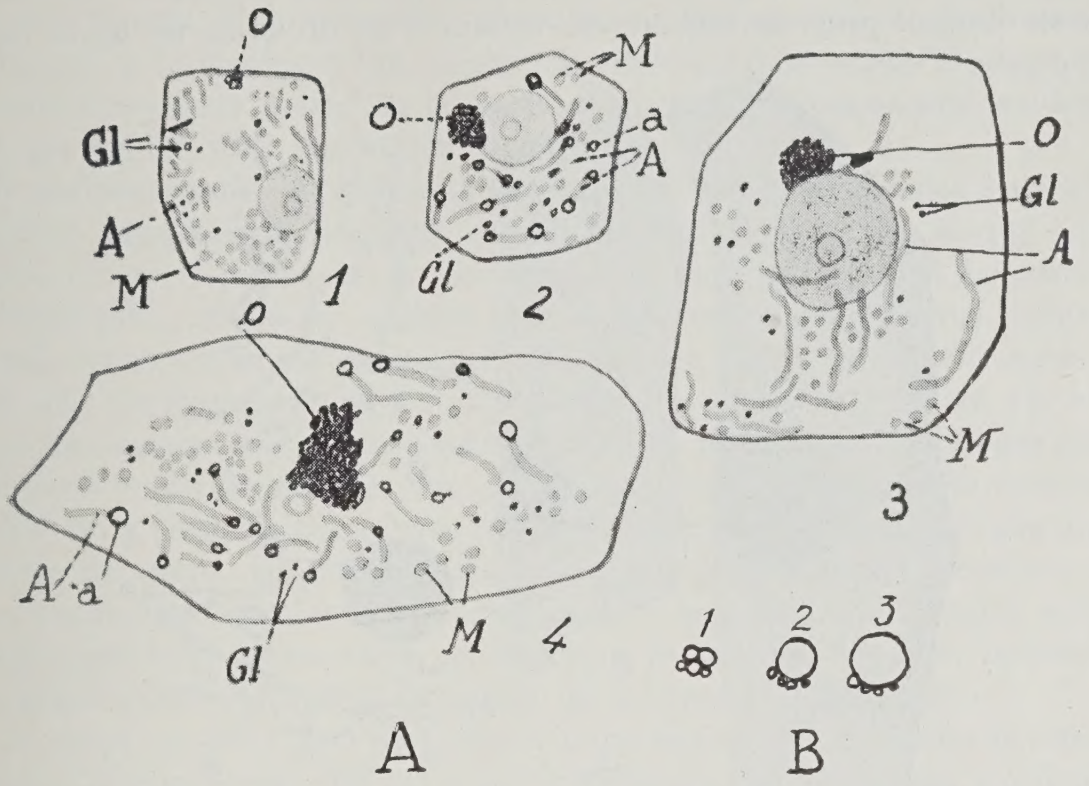


FIG. 285. — A. Cellules épidermiques de *Funkia subcordata* à divers stades, montrant la formation de l'éléoplaste. A, leucoplastes ; M, chondriosomes ; O, éléoplastes. — B. Diverses phases de la formation de l'éléoplaste dans l'épiderme de Tulipe (*in vivo* ; d'après GUILLIERMOND, 1919).

que le cytoplasme et ayant l'apparence d'une éponge à mailles très petites (fig. 286). Cette pellicule paraît comparable à celle qui limite les vacuoles. Rien n'autorise donc à assimiler ces corps à des plastes élaborateurs de lipides.

GUILLIERMOND a montré l'existence, dans les cellules épidermiques des feuilles et des pièces du périanthe de la plupart des variétés de Tulipe, d'un corps lipoïdique, unique par cellule, parfois plus volumineux que le noyau et constitué par un ou deux gros globules lipoïdiques entourés, parfois, de plus petits, qui paraît de même nature que les éléoplastes de WAKKER (fig. 285 et 287). Ce corps résulte également de l'agglomération, suivie de confluence, de petites granulations lipoïdiques, d'abord disséminées dans tout le cytoplasme. Il a cependant une constitution plus simple que les éléoplastes ordinaires : les globules oléagineux qui le constituent montrent les caractères microchimiques de

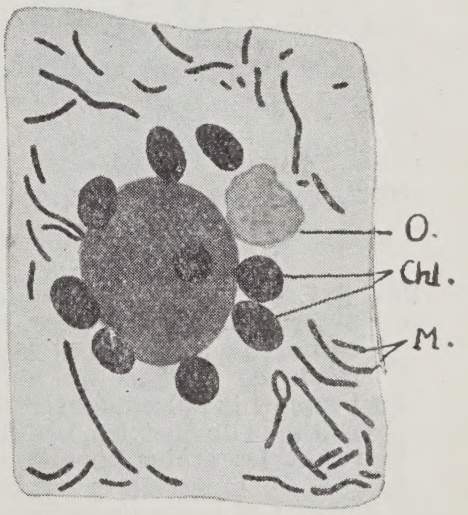


FIG. 286. — Cellule épidermique d'une feuille de *Funkia subovata*. — Chl. : chloroplastes ; M. : chondriosomes ; O. : éléoplaste (méthode de Regaud ; d'après GUILLIERMOND, 1922).

lécithines ou lipides complexes et se colorent par la méthode de Dietrich ; mais ils ne sont pas entourés d'une pellicule protéique. Cet éléoplaste diminue progressivement de volume à la fin de la vie de la fleur

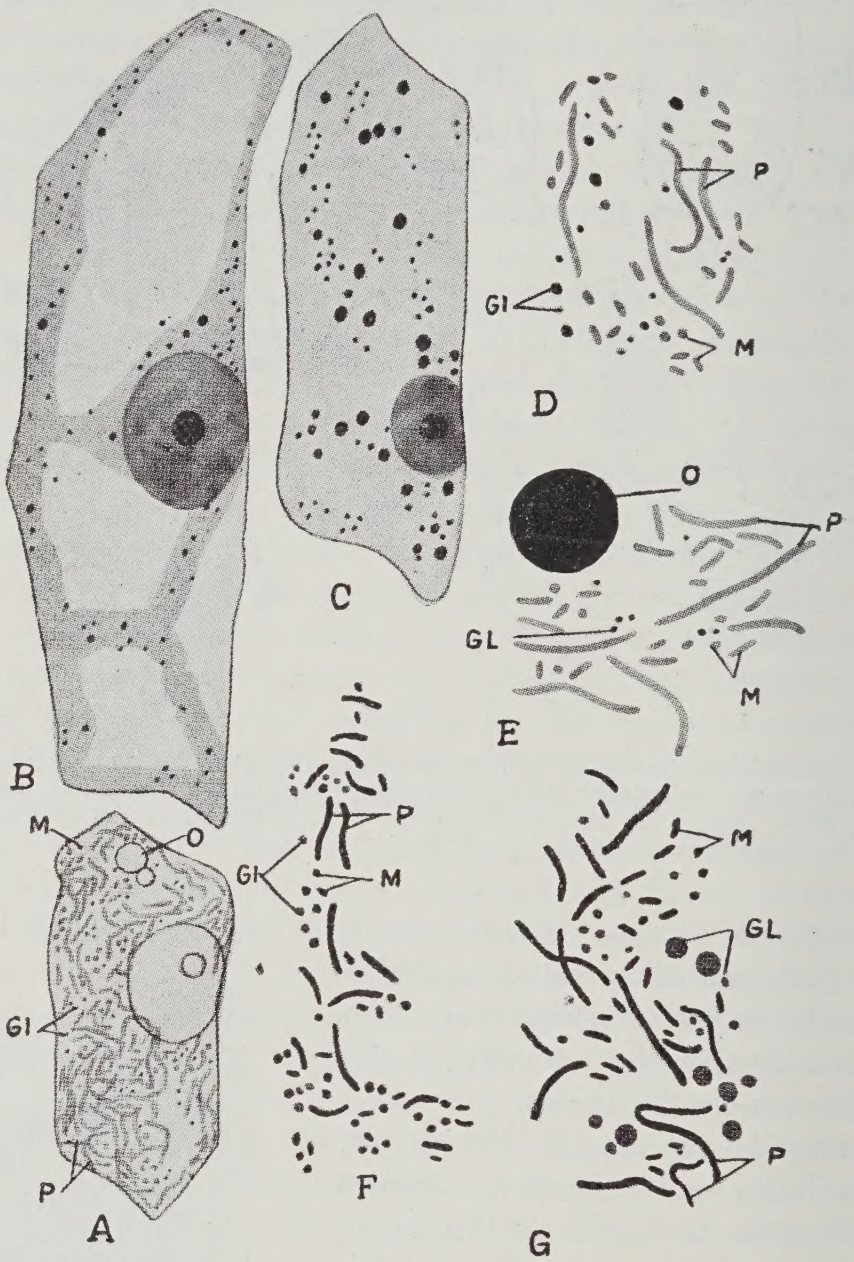


Fig. 287. — Cellules épidermiques des pièces du périanthe de Tulipe. — A. Cellule observée *in vivo* ; P, plastes, M, autres chondriosomes, GI, grains lipoïdiques, O, gros corpuscule oléagineux (éléoplaste) (× 500). — B et C. Cellules traitées par la méthode de Dietrich qui n'a coloré que les grains lipoïdiques (× 750). — D et E. Fragments de cellules semblables fixées par le liquide de Regaud et colorées par la méthode de Dietrich. Les chondriosomes (M) et les plastes (P) sont faiblement colorés et les grains lipoïdiques (gl) colorés d'une manière intense ; O, éléoplaste. — F et G. *Id.*, traitées par la méthode de Regaud et colorées ensuite par le scarlach. Les grains lipoïdiques (GI) sont colorés en rouge par le scarlach ; les chondriosomes inactifs (M) et les plastes (P) en noir par l'hématoxyline (× 1.500) [d'après Guilliermond, 1924].

et finit généralement par disparaître complètement. Dans quelques variétés de Tulipe, cet éléoplaste unique est remplacé par un grand nombre de corpuscules lipoïdiques de toutes les dimensions, disséminés dans tout le cytoplasme.

Radlkofer, Montevederde, Solereder, Sertorius et Lindforss ont

signalé des corps, apparemment assez semblables aux éléoplastes, dans le parenchyme palissadique de certaines espèces appartenant aux familles des Cordiacées, Combrétacées, Cinchonées, Graminées, Gærtneracées, Rubiacées et Cornacées,et LINDSTRÖM dans diverses espèces de *Potamogeton*. D'après LINDFORSS, toutefois, les corps oléiformes de *Potamogeton* seraient non des lipides, mais des éthers aromatiques.

Il convient, enfin, de mentionner des corps très réfringents et osmioréducteurs, ressemblant beaucoup aux éléoplastes de WAKKER, et que l'on rencontre, au nombre de un ou plusieurs par cellule, chez beaucoup d'Hépatiques. Selon les espèces, ces corps se trouvent dans toutes les cellules ou seulement dans un certain nombre. Ces corps ont été rapprochés des éléoplastes des Monocotylédones. Ils présentent, suivant les espèces, des aspects très divers; tantôt, ils sont au nombre de 15 à 20 par cellule, sous forme de globules ou, parfois, de filaments ; tantôt au nombre de 6 à 10, à l'état de corps irrégulièrement muriformes, constitués par une infinité de petits grains réfringents ; tantôt, plus nombreux encore, et avec l'aspect de corps ovoïdes avec un hile central ; tantôt, enfin, sous forme d'une seule grosse masse de 20 à 30 μ, renfermant dans son intérieur des granulations réfringentes, agitées de mouvements browniens.

Ces corps ont été l'objet de nombreux travaux et très diversement interprétés. Certains auteurs les ont considérés comme des formations mucilagineuses (PRESCHER), d'autres comme des essences (LOHMANN), d'autres, enfin, comme des graisses. L'étude de ces corps a fait l'objet d'une étude de DOMBRAY qui les considère comme des essences et cherche à démontrer qu'ils se colorent vitalement et sont toujours localisés dans les vacuoles. Les recherches de Mlle POPOVICI ont montré, au contraire, que, dans *Pellia*, ces corps sont toujours situés dans la couche cytoplasmique qui entoure la vacuole et à côté des chloroplastes (fig. 288, I à M). Ils ne sont donc pas localisés dans les vacuoles. Ils sont entourés d'une fine membrane paraissant résulter d'une coagulation locale du cytoplasme ; celle-ci est parfois visible sur le vivant. L'aspect de ces corps oléiformes est très variable : parfois le centre est occupé par un gros globule entouré de tout petits. La saponification montre une différence de constitution entre le gros globule et les petits : un sphérocristal de savon remplace le gros, tandis que les petits ne sont pas saponifiés. L'observation de ces corps dans les propagules de *Lunularia* a montré à Mlle POPOVICI que les vacuoles sont, tantôt à l'état de réseau, tantôt sous forme de très petites vacuoles fortement colorables par le rouge neutre, ce qui ne laisse pas de doute sur la localisation des éléoplastes dans le cytoplasme (fig. 288). Quant à la nature chimique de ces corps, il est très difficile de se prononcer : la saponification montre que, dans *Lunularia*, les éléoplastes ne sont pas constitués par des lipides ; parfois, ils montrent les réactions des tanoïdes ; mais celles-ci pourraient tenir à une imprégnation de l'éléoplaste par les tanoïdes des vacuoles, imprégnation provoquée par la fixation .

L'origine de ces corps est inconnue. Certains auteurs ont prétendu qu'ils résulteraient de l'agglomération de petits globules lipoïdiques disséminés

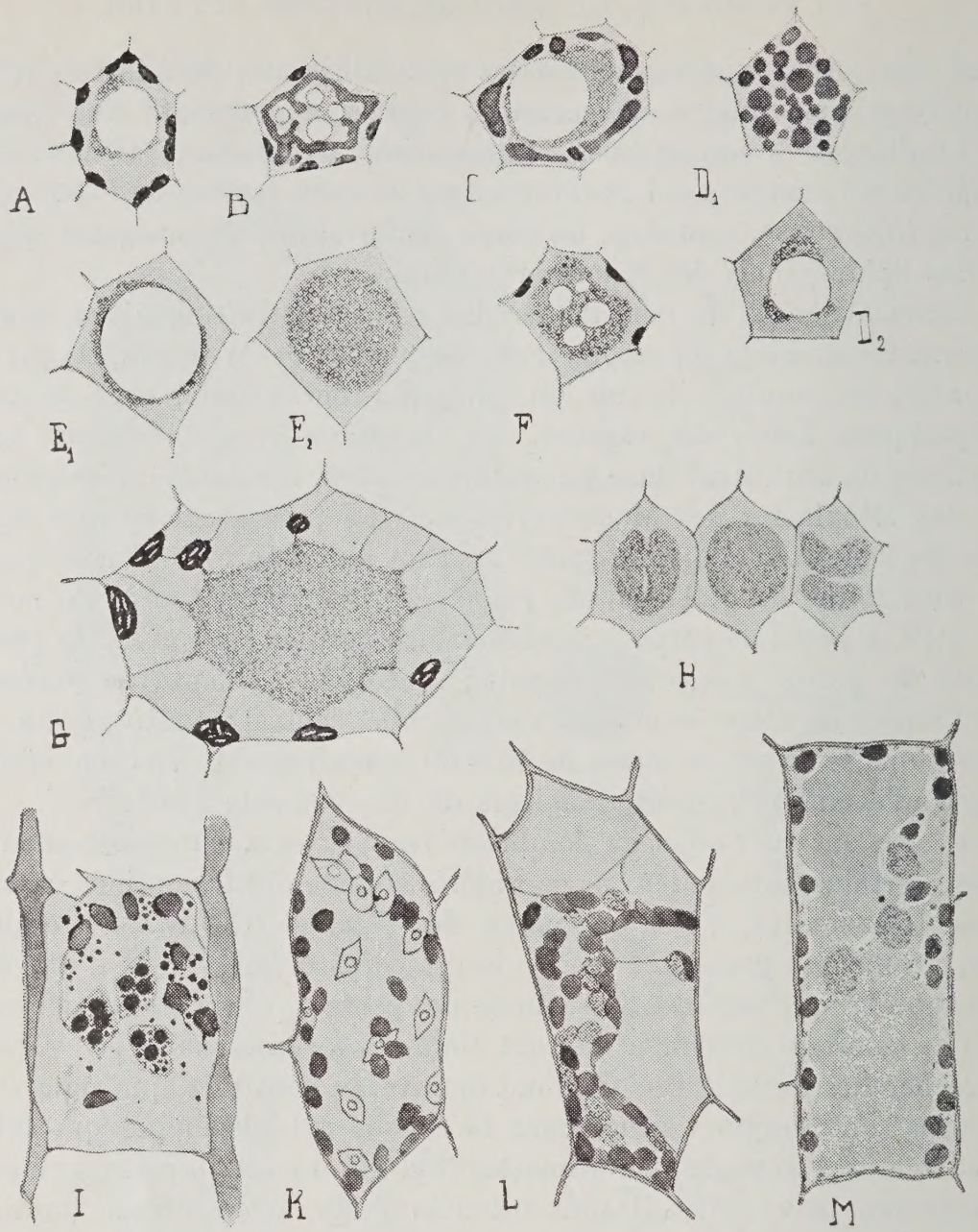


FIG. 288. — A, E, F. Divers aspects de l'éléoplaste dans les cellules vivantes de propagules de *Lunularia*. On y voit les chloroplastes représentés en noir et, au centre, l'éléoplaste : celui-ci est constitué souvent par un énorme corps réfringent entouré d'une poussière de minuscules grains. Les figures E_1 et E_2 représentent la même cellule avec une mise au point différente. D'autres fois, l'éléoplaste est formé par plusieurs assez gros globules inclus dans une poussière de minuscules grains (F). — B. Cellule de propagule colorée vitalement par le rouge neutre ; l'éléoplaste est situé au milieu et formé de plusieurs globules assez gros inclus dans une masse finement granuleuse ; la vacuole se présente sous forme d'un réseau périphérique. — D_1 et D_2, même cellule de propagule, colorée vitalement, vue avec une mise au point différente ; dans D_1, on ne voit que les vacuoles, ici nombreuses et rondes ; dans D_2 on n'aperçoit que l'éléoplaste. — G. Cellule des paniers à propagules de *Lunularia*, *in vivo*, avec chloroplastes et, au milieu, un énorme éléoplaste, formé d'une poussière de minuscules grains et relié au cytoplasme périphérique par de nombreux trabécules. — H. Cellules des paniers à propagules de la même plante, vus à un grossissement plus petit, et montrant les divers aspects de l'éléoplaste (*in vivo*). — I. Cellule du pédicelle du sporange de *Pellia*, fixé au liquide de Meves et coloré par la fuchsine acide, montrant les chloroplastes et les éléoplastes, très nombreux, ceux-ci brunis par l'acide osmique et entourés d'une membrane fuchsinophile. — K. *Id.*, traitée par le Soudan, qui a transformé les très nombreux éléoplastes ; ceux-ci se sont altérés et montrent un corpuscule central soudanophile et une membrane périphérique. — L. Cellule du pédicelle de la même plante, plasmolysée et montrant la situation nettement cytoplasmique des éléoplastes. — M. Cellule du même pédicelle, colorée vitalement par le rouge neutre : la grosse vacuole est teinte en rouge ; les chloroplastes et les éléoplastes sont localisés dans le cytoplasme pariétal (d'après Mlle POPOVICI, 1927).

dans le cytoplasme ou détachés des chloroplastes (Rivett, Kozlowski). D'après Gavaudan, ils apparaissent *de novo*, à un stade assez tardif de l'évolution des cellules.

On peut rapprocher de ces corps oléiformes des formations dont la présence a été signalée par Boresch chez les Mousses (feuilles de *Funaria hygrometrica* et de *Fontinalis antipyretica*) ; il s'agit d'éléments filamenteux ou réticulés, se présentant sous forme de pelotes serrées et contournées, au nombre de un par cellule, et présentant les caractères des lipoïdes.

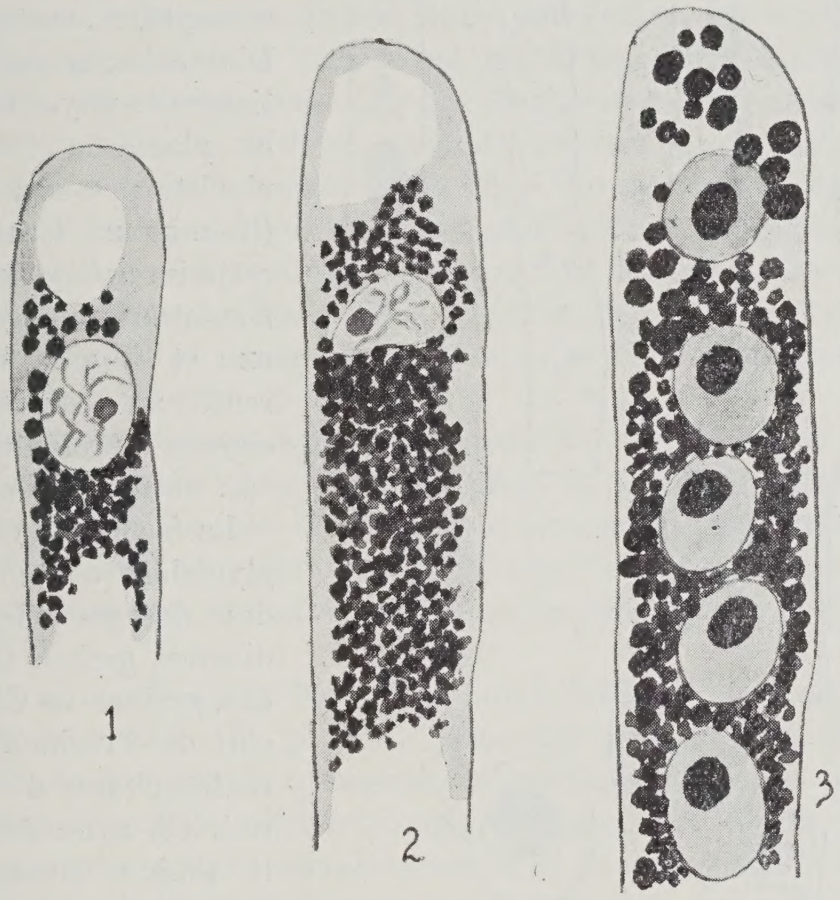


Fig. 289. — Formation des globules graisseux (noircis par l'acide osmique) dans l'asque d'*Helvella sulcata* (Fixation par le liquide de Flemming et coloration par le bleu de Unna) [d'après Guilliermond, 1902].

Lipides de réserve. — A côté de ces granulations lipoïdiques, de constitution variée, et dont la signification reste obscure, on rencontre, dans beaucoup de cellules végétales, des lipides de réserve. Ces lipides apparaissent sous forme de nombreuses gouttelettes réfringentes, osmioréductrices, de dimensions variées, et qui, parfois, remplissent tout le cytoplasme. On les rencontre, en grande abondance, dans l'épiplasme des asques, dans les ascospores mûres des Levures et de beaucoup d'Ascomycètes supérieurs, dans le mycélium de nombreux Champignons (Guilliermond ; fig. 289 et fig. 290), dans les basides et les basidiospores des Basidiomycètes (van Bambeke, R. Maire), dans les zoosporanges et les zoospores des Saprolégniacées. Enfin, les lipides constituent une réserve

importante dans beaucoup de graines, dites oléagineuses (où on les trouve en grande abondance dans les cotylédons ou l'albumen), ainsi que dans les rhizomes de quelques plantes (*Cyperus esculentus*, etc...) et dans les grains de pollen.

Parfois, les inclusions lipidiques, bien que sans relation avec les chloroplastes, sembleraient représenter les premiers produits visibles de la photosynthèse : chez les *Vaucheria* (1), par exemple, et, surtout, chez les Diatomées, on a admis qu'elles tiennent, physiologiquement, la place de l'amidon qui n'existe pas chez ces plantes (Borodine, Halle) ; mais cette interprétation n'est nullement démontrée et Schimper et Godlewski considèrent, au contraire, l'huile comme représentant, dans ces cas, un matériel excrété.

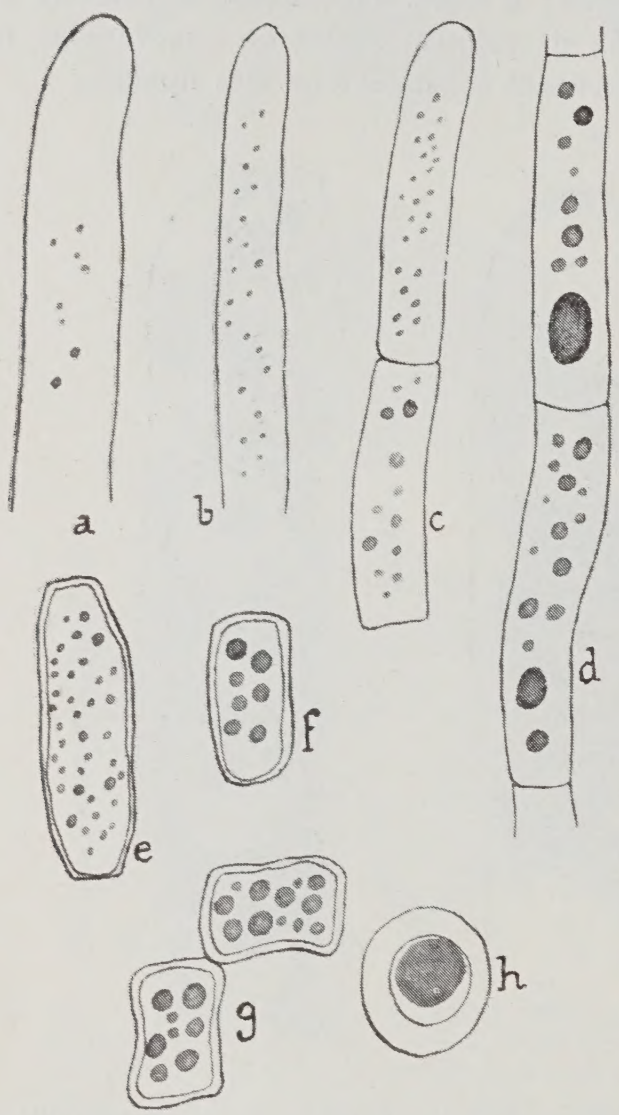


Fig. 290. — Granulations lipoïdiques dans les cellules d'un Champignon, *Endomyces Magnusii*, observées après traitement par l'acide osmique : *a*, *b*, *c*, *d*, filaments mycéliens à divers stades de leur développement, montrant la formation de globules lipoïdiques. — *e*, *f*, *g*, *h*, oïdies à diverses phases de leur évolution et contenant des granulations lipoïdiques.

La formation chimique des glycérides a été étudiée par des dosages effectués dans diverses graines (noix, amandes, graines de Colza, de Ricin, de Pivoine), aux différentes phases de leur maturité. On a montré ainsi que les graines encore très jeunes ne renferment ni acides gras, ni glycérides, mais qu'elles contiennent des glucides qui s'accumulent peu à peu pendant leur développement. Un peu avant la maturation, on constate une diminution rapide de ces glucides, corrélative à une apparition d'abord d'acides gras, puis de glycérides. On admet donc que les glycérides se forment aux dépens des glucides. Les acides gras étant moins riches en oxy-

1. Les granulations lipoïdiques des *Vaucheria* sont souvent au contact des chloroplastes et beaucoup d'auteurs ont soutenu qu'elles se forment dans ces organites. Les recherches de Li-Koue-Tchang ont montré définitivement que les globules lipoïdiques des *Vaucheria* naissent dans le cytoplasme, sans concours apparent des chloroplastes ; mais elles peuvent ensuite adhérer à ceux-ci.

gène que les glucides, le phénomène doit donc être accompagné d'une élimination d'oxygène et c'est précisément ce qui résulte de l'étude du quotient respiratoire au cours de la lipogenèse. Par contre, on ne constate jamais, pendant la lipogenèse, l'apparition du glycérol et l'on est obligé d'admettre que celui-ci entre en combinaison à mesure qu'il se forme (Pfeffer, Leclerc du Sablon).

La lipogenèse par combinaison de glycérol et d'acide gras s'opère au moyen de la lipase, diastase à action réversible. On a constaté, en effet, que si l'on mélange de l'acide oléique et du glycérol avec de la poudre de graines de Ricin, débarrassée de son huile par l'éther, les acides gras se combinent au glycérol pour former un glycéride. Cette synthèse n'est réalisable qu'en présence de poudre sèche ; l'addition d'eau à un mélange de poudre sèche d'acide gras et de glycérol, dans lequel la lipogenèse a commencé, détermine immédiatement l'hydrolyse des glycérides déjà formés, ce qui démontre bien l'action à la fois synthétisante et hydrolytique de la lipase. On peut donc admettre que la formation des glycérides s'effectue dans les tissus où ceux-ci s'accumulent (cotylédons, albumen), sous l'action de la lipase (Dunlap et Gilbert, Armstrong et Gosney, Willstaetter et Waldschmidt, Morrel et Velluz).

Le mode de formation cytologique des lipides a pu être suivi sur le vivant, et à l'aide des techniques mitochondriales, dans les Saprolégniacées et divers autres Champignons (asques de *Pustularia vesiculosa*) : les lipides apparaissent directement dans le cytoplasme, sous forme de petites granulations très réfringentes et sans le concours des chondriosomes (Guilliermond).

La formation de l'huile de Ricin a été aussi l'objet d'une étude détaillée de Guilliermond (fig. 171, p. 321). Dans une graine encore très jeune, on n'observe presque pas de granulations lipoïdiques. Par contre, on voit se former, aux dépens des chondriocontes, de nombreux grains d'amidon. Lorsque la graine a achevé complètement son développement, et dans la période qui précède immédiatement sa maturation, on assiste à une hydrolyse de ces grains d'amidon et les plastes qui les avaient formés reprennent leurs formes de longs chondriocontes ; ce n'est qu'à ce moment qu'apparaissent brusquement, dans le cytoplasme, d'innombrables granulations lipoïdiques : celles-ci, d'abord très petites, se fusionnent les unes aux autres, si bien que, dans la graine mûre, les lipides se présentent sous forme de globules de toutes les dimensions, dont quelques-uns sont parfois volumineux. L'observation de la formation de ces granulations montre que celles-ci prennent naissance directement dans le cytoplasme, sans le concours des éléments du chondriome, en dehors des plastes qui revêtent l'aspect de chondriocontes, et des autres chondriosomes qui ont la forme de grains et de bâtonnets. Ainsi, contrairement à ce qu'on a cru observer dans les cellules animales, les chondriosomes ne jouent aucun rôle dans la formation des lipides. En outre, on voit que les faits apportés par la cytologie confirment les données observées par Leclerc du Sablon qui, par des dosages dans l'albumen de Ricin aux différentes

phases de son développement, a montré que l'huile ne se forme qu'au moment de la maturation de la graine et après la disparition des glucides accumulés pendant le développement de la graine.

Dans la graine à l'état de vie ralentie, les gouttes d'huile sont si nombreuses qu'elles paraissent, au premier abord, constituer une masse homogène remplissant chaque cellule et dans laquelle les grains d'aleurone se trouveraient comme en suspension ; mais un examen plus attentif permet de reconnaître que le cytoplasme, dépourvu d'eau, réduit à sa plus simple expression, forme de très minces travées délimitant des cavités dont la plupart sont remplies d'huile et quelques-unes occupées par un grain d'aleurone (Pierre DANGEARD ; Mlle MATHÉ) ; quand la graine germe, le cytoplasme s'imbibe et devient très visible ; en même temps, l'huile est digérée par une lipase.

L'étude chimique de la germination des graines oléagineuses a montré que les cellules de l'albumen ou des cotylédons cèdent une petite partie de leurs glycérides aux différents organes de la plantule, mais que la plus grande partie de leurs glycérides est hydrolysée dans les cellules où ils se sont formés. VAN TIEGHEM a démontré que la lipase existe dans les cellules de l'albumen du Ricin et que, si l'on place un fragment de ce tissu à l'étuve, son huile est rapidement hydrolysée : l'albumen se digère donc lui-même (cf. p. 505). On peut, d'ailleurs, réaliser cette hydrolyse en mettant, au contact d'un lipide, de la poudre d'albumen de Ricin débarrassée de son huile. Parmi les produits de l'hydrolyse des glycérides dans l'albumen ou dans les cotylédons des graines oléagineuses, on trouve des acides gras, mais jamais on n'a pu déceler la présence de glycérol ; une partie des acides gras est utilisée à la respiration, comme le montre le quotient respiratoire qui s'abaisse par le fait que l'oxydation des graisses exige une fixation d'oxygène. Quant au glycérol, on suppose qu'il se transforme en glucides, car on voit apparaître du saccharose qui s'hydrolyse et fait place à du glucose.

Cérides. — La présence de cires au sein du cytoplasma ne peut être considérée, si elle existe, que comme une exception : BUSCALIONI et RULHA ont observé, cependant, dans les cellules parenchymateuses de la racine et de la tige de *Lantana alba*, des corps oléiformes, semi-lunaires, pourvus, comme l'amidon, de zones concentriques, et qu'ils considèrent comme formés par des cires.

ESSENCES ET RÉSINES

On comprend, sous le nom d'essences, toutes les substances auxquelles les plantes doivent leurs parfums. Les essences apparaissent, dans le cytoplasme, sous forme de gouttelettes réfringentes, d'aspect tout à fait semblable aux inclusions lipoïdiques.

Du point de vue chimique, ces inclusions à essences sont constituées par

un mélange plus ou moins complexe de corps différents, dont les principaux appartiennent aux hydrocarbures de la série terpénique, tenant en dissolution des corps résultant de leur oxydation et diverses substances de nature très différente.

On peut considérer les carbures terpéniques comme des produits de la condensation de carbures acétyléniques de formule $C^5 H^8$, tels que l'*isoprène* Les plus importants de ces carbures terpéniques ont pour formule $(C^5 H^8)^2$ ou $C^{10} H^{16}$. Ces carbures *dimères*, qui sont des liquides plus légers que l'eau, entrent dans la constitution de presque toutes les essences ; deux ou trois sont souvent mélangés dans une même essence. Le *pinène* et le *limonène* sont les deux plus importants de ces carbures dimères ; ils entrent dans la composition de nombreuses essences (essence de térébenthine, de Thym, de Citron, etc.).

Les terpènes *trimères* $(C^5 H^8)^3$, qui sont des liquides visqueux, se rencontrent dans quelques essences (essence de Girofle, de Copahu, de Gingembre).

Les terpènes *polymères*, de formule $(C^5 H^8)^n$, sont des corps semi-solides : le caoutchouc et la gutta-percha sont parmi ces terpènes polymères. Ces corps n'existent sans doute pas tout à fait sous cette forme dans les cellules vivantes ; chez les Végétaux à caoutchouc ou à gutta, les essences sont vraisemblablement constituées par des polyterpènes à *n* peu élevé et la polymérisation s'achève lors de la coagulation du suc extrait de la plante.

Il faut, enfin, signaler des terpènes dérivés des précédents, tels que le *cymène*, de formule $(C^{10} H^{14})$, composant de nombreuses essences, produit d'oxydation, par perte d'H^2, d'un terpène dimère.

Dans les terpènes constituant les inclusions d'essences sont dissous des dérivés oxydés de ces hydrocarbures. Ce sont : 1° des monoalcools terpéniques, tels que le *menthol* (essence de menthe), le *bornéol* (essence de nombreux Végétaux), le *géraniol*, le *linalol*, le *cinéol* (essence de Lavande) ; à ces alcools sont parfois mêlés des produits de leur éthérification par des acides gras ; 2° *des aldéhydes terpéniques* (*citral*, de l'essence de Citron) ; 3° des *cétones terpéniques*, tels que le *menthone*, corps auxquels les Menthes doivent leur odeur caractéristique, le *camphre* du *Laurus camphora*, etc. 4° enfin, des produits d'une oxydation beaucoup plus profonde, des corps résineux très complexes, à réaction acide, les *acides résinoliques*, importants constituants des résines.

A ces dérivés terpéniques sont assez fréquemment mêlées, dans les inclusions à essence, des substances de constitution très différente qui sont : 1° des corps à fonction phénolique, dérivés du phénol ordinaire, comme le *thymol* de l'essence de Thym, ou dérivés du pyrocatéchol, comme l'*eugénol* de l'essence de Girofle ; 2° des aldéhydes aromatiques, comme l'*aldéhyde cinnamique*, de l'essence de Cannelle ; 3° des acides, les uns de la série grasse (depuis l'acide formique $CH^2 O^2$ jusqu'à l'acide stéarique $C^{18}H^{36}O^8$), les autres de la série aromatique (acides benzoïque, cinnamique, salicylique, anisique) ; 4° des composés azotés et sulfurés (essences d'Ail et de Mou-

tarde) (1). Ces derniers corps ne jouent dans la constitution des essences qu'un rôle accessoire, comparable à celui des lipochromes dans la composition des inclusions grasses.

Aux essences se rattachent, physiologiquement et chimiquement, une série de substances groupées sous le nom de résines : ce sont des corps solides ou semi-solides, insolubles dans l'eau, solubles dans l'éther et le sulfure de carbone, les uns solubles dans l'alcool, les autres presque insolubles. Les résines apparaissent comme résultant, au moins en partie, de l'oxydation des essences ; ce sont des produits très hétérogènes, contenant un grand nombre des corps qui entrent dans la constitution des essences, mais dont l'ensemble se trouve dans un état d'oxydation plus avancée. Tschirch a distingué parmi les résines : 1° *les résines tannoliques* ou *baumes*, caractérisées par le fait qu'elles contiennent des alcools particuliers, présentant les réactions des tanoïdes, et auxquels on a donné le nom de *résinotannols*, des acides appartenant à la série aromatique : acides benzoïque, salicylique, cinnamique et oxycinnamique et, enfin, des éthers résultant de la combinaison de ces alcools avec ces acides ; 2° *les résines proprement dites*, qui se distinguent des premières parce qu'elles contiennent : des alcools dépourvus de réactions tanniques qu'on a appelés des *résinols* ; des acides non aromatiques auxquels on a donné le nom d'*acides résinoliques* et, enfin, des *éthers* résultant de la combinaison des résinols avec les acides résinoliques. Le plus souvent, les essences sont associées aux résines, dont elles proviennent par oxydation et forment ainsi une solution dans les essences. Lorsque la quantité d'essence associée aux résines est assez considérable, on est en présence d'*oléorésine*. Citons, parmi les oléorésines, la térébenthine. Il est possible de séparer l'essence de la résine par distillation; l'essence se volatilise et distille, tandis que la résine vraie reste comme résidu.

Les résines peuvent s'associer aux gommes pour former des *gommes-résines*.

Caractères histochimiques. — Les essences ont des propriétés physiques assez semblables à celles des lipides. Elles sont fluides ou solides, très réfringentes, plus légères que l'eau, dans laquelle elle sont peu solubles. Comme les huiles grasses, elles sont très solubles dans l'éther, la benzine, l'éther de pétrole, l'alcool, le chloroforme. Mais elles se distinguent des graisses par le fait qu'elles sont très volatiles et distillent facilement en présence de vapeur d'eau. Elles forment sur le papier des taches semblables aux taches de graisse, mais qui ne persistent pas. De plus, toutes sont douées d'une odeur forte et aromatique : d'où le parfum plus ou moins accusé qu'exhalent les plantes à essences.

Les inclusions à essences sont des gouttelettes sphériques, très réfringentes, de dimensions variables, qui, sur le vivant, ne peuvent être distinguées des inclusions graisseuses. Elles se dissolvent, comme nous

1. Il convient de remarquer que le salicylate de méthyle, les aldéhydes salicylique ou benzoïque, les produits organiques sulfurés tels que l'essence de Moutarde diffèrent des autres essences, du point de vue cytologique, par le fait qu'ils se trouvent toujours dans les cellules à l'état d'hétérosides et sont, par conséquent, localisés dans les vacuoles.

venons de le voir, par les mêmes solvants que les lipides ; elles offrent, en outre, les mêmes caractères de coloration que les lipides : elles réduisent l'acide osmique, propriété due aux corps réducteurs (aldéhydes, monophénols) qu'elles renferment. Elles se colorent, comme les inclusions graisseuses, par le bleu d'indophénol, ainsi que par le Soudan III, le rouge écarlate, la teinture d'Alkanna et la cyanine, colorants solubles à la fois dans les graisses et les essences. Parfois, mais très exceptionnellement, le bleu d'indophénol permet de les distinguer des lipides colorés en bleu, par la coloration violette qu'elles prennent avec ce colorant (Mangenot et Zweibaum). Le violet de Paris, proposé par Perrot, les colore parfois à l'exclusion des lipides. L'acétate de cuivre, en solution concentrée (Unverdorben-Franchimont), considéré comme spécifique des résines et des essences, ne réussit que rarement. Aussi est-il très difficile, sinon impossible, dans la majeure partie des cas, de distinguer microchimiquement les lipides des essences. Il faut alors recourir à la saponification qui agit sur les lipides et non sur les essences. Ce sont ces ressemblances apparentes entre les inclusions d'essences et les inclusions graisseuses qui ont incité à désigner les premières sous le nom *d'huiles essentielles* et les secondes sous celui d'*huiles fixes* ou *huiles grasses.*

Les résines et les oléorésines se présentent sous le même aspect que les essences ; elles offrent, en outre, les mêmes caractères microchimiques, avec cette différence que les résines ne sont pas volatiles et qu'elles sont souvent peu solubles ou insolubles dans l'alcool.

Localisation. — Les essences et les résines ne se rencontrent pas chez les Végétaux inférieurs, sauf, sans doute, chez quelques Basidiomycètes, ni chez les Végétaux aquatiques. Elles n'existent, au moins en quantité notable, que dans certaines familles, d'ailleurs assez nombreuses, de Phanérogames (Labiées, par exemple) et chez les Bryophytes (Hépatiques).

Les essences et les résines peuvent être sécrétées dans les différents organes d'une plante (feuille, fleur, tige, racine, fruit, graine). Les essences sont souvent élaborées dans des cellules qui ne présentent pas de caractères spéciaux, notamment dans toutes les cellules épidermiques : c'est le cas de certaines fleurs (Rose) et des écailles des bourgeons. Elles peuvent être sécrétées aussi par des cellules disséminées dans le parenchyme et se distinguant à peine des autres, comme dans le Camphrier et le Cannellier. Mais, dans d'autres cas, l'essence est élaborée par des appareils plus ou moins compliqués qu'on désigne sous le nom de tissu sécréteur.

Dans beaucoup de plantes (Labiées, Composées, Houblon, Noyer), l'essence est sécrétée par des poils, c'est-à-dire par des productions épidermiques. Ce sont des poils, appelés *poils sécréteurs* ou *glandes sécrétrices*, composés d'un pédicelle qui s'insère sur l'épiderme et qui est surmonté d'une ou plusieurs cellules plus grosses. Celles-ci sécrètent l'essence, qui traverse ensuite la paroi cellulosique de la face externe de ces cellules et vient s'accumuler, sous forme d'un gros globule, sous la cuticule ; celle-ci se distend de plus en plus et, parfois même, se déchire.

Dans la Lavande, par exemple, le poil sécréteur se compose de quatre cellules sécrétrices terminales, surmontant un pédicelle très court et unicellulaire. Dans le Thym, les cellules sécrétrices, plus nombreuses, forment un petit plateau sur le pédicelle unicellulaire. Dans le Houblon, les poils *sécréteurs* sont disséminés sur les bractées des cônes femelles ; le pédicelle est court et cloisonné et comprend, à sa partie supérieure, une lame pluricellulaire, plane ou concave, qui sécrète l'oléorésine appelée *lupuline*.

Dans d'autres Végétaux, les essences et les résines se forment dans des appareils plus compliqués, qu'on appelle *canaux sécréteurs* et *poches sécrétrices*, dans lesquels la sécrétion se collecte au dehors des cellules, dans l'intérieur de petites cavités se formant dans les différents membres de la plante. Les canaux sécréteurs que l'on trouve dans les Conifères sont de longues cavités allant d'un bout à l'autre de la plante, et tapissées par une assise de cellules sécrétrices, se distinguant généralement des cellules parenchymateuses par leur petite taille, ainsi que par l'absence de chlorophylle et d'amidon. L'assise des cellules sécrétrices est, parfois, séparée du parenchyme par une assise de petites cellules externes cutinisées. Les cellules sécrétrices élaborent une oléorésine, la térébenthine : celle-ci va, ensuite, s'accumuler dans la cavité. Les canaux sécréteurs apparaissent dans les méristèmes sous forme de files de cellules qui produisent chacune deux cloisons en croix, c'est-à-dire quatre cellules : la cavité se forme, enfin, par dissociation des cellules le long de l'axe : elle s'agrandit au fur et à mesure que les cellules se multiplient. C'est le mode de formation qualifié de *schizogène*.

Les poches sécrétrices sont des cavités sphériques, entourées par une assise de cellules sécrétrices qui élaborent l'essence, laquelle va s'accumuler ensuite dans la cavité. Les poches sécrétrices des Rutacées, notamment du fruit du Citronnier, se forment aux dépens de certaines cellules sous-épidermiques qui se cloisonnent activement, donnant lieu chacune à un massif de cellules sécrétrices ; puis les cellules centrales de chaque massif se dissocient et s'écartent les unes des autres, ce qui donne l'ébauche première de la poche. Ces cellules dégénèrent ensuite et l'essence qu'elles ont sécrétée vient s'accumuler dans la cavité avec les produits de la dégénérescence des cellules. A leur tour, les cellules périphériques du massif, aplaties tangentiellement et disposées en assises concentriques, subissent la même transformation, en sorte qu'à la maturité, le massif cellulaire originel se trouve remplacé par une poche remplie d'essence avec, çà et là, à la périphérie surtout, des débris de cellules qui ont résisté à la dégénérescence. C'est le mode de formation qu'on appelle *lysigène*. Mais, dans d'autres cas (Myrtacées), les poches sécrétrices se forment, comme les canaux sécréteurs, par le mode schizogène. Certains canaux sécréteurs (Simarubacées, Anacardiacées, Diptérocarpacées), d'ailleurs, prennent naissance par le mode lysigène, en sorte que tous les intermédiaires existent entre les deux modes. Enfin, on a vu que des oléorésines peuvent également se former dans des laticifères.

Mode de formation cytologique. — L'étude cytologique des essences

est très délicate. On se heurte, en effet, à des difficultés dont les plus grandes sont l'impossibilité de conserver l'essence sur des coupes d'objets inclus dans la paraffine et de distinguer celles-ci des lipides. On peut obtenir, cependant, une conservation des essences par des mélanges renfermant, de l'acide osmique, à condition de choisir un matériel riche en essences et renfermant des résines, qui sont plus résistantes, ou bien en pratiquant, après la fixation, des coupes à congélation que l'on observe dans de la gélatine glycérinée. Quant à ce qui concerne la distinction entre les essences et les lipides, nous avons vu que le seul moyen permettant de l'obtenir est de saponifier la préparation de manière à hydrolyser les lipides qui se transforment alors en cristaux d'oléates, de formes caractéristiques, tout en respectant les essences. Mais le procédé est assez délicat. Aussi comprend-on que la question de l'origine des essences ait donné lieu aux opinions les plus divergentes.

Tschirch a admis que les essences et les résines résulteraient d'une modification des membranes cellulosiques. On est obligé de faire intervenir les membranes dans la formation des gommes-résines, car la gomme est un produit résultant de la transformation de la couche moyenne de la membrane ; mais ce n'est là qu'un cas particulier, dont le processus cytologique est encore mal connu. Pour tous les autres cas, l'opinion de Tschirch n'a pu être confirmée et il est aujourd'hui démontré que les essences et les résines se forment dans le cytoplasme lui-même. Seulement, les cytologistes ont discuté sur le mode de formation de ces produits. Les uns ont admis que les essences se formaient dans les vacuoles (Hanning), d'autres ont fait dériver les essences des chloroplastes (Dufrénoy). Certains botanistes, tels que Wiesner, Mielke, Mesnard, Bastion et Trumble, ont émis l'hypothèse que les essences se formeraient à partir des tanoïdes. Politis a cherché à vérifier cette opinion par l'étude des poils sécréteurs d'un certain nombre de Labiées: : il a constaté d'abord la production de tanoïdes aux dépens d'éléments qu'il prend pour des chondriosomes, mais qu'il faut regarder comme des vacuoles mitochondriformes ; ces éléments s'introduiraient ensuite dans une grosse vacuole qui se remplirait ainsi de tanoïdes ; puis l'essence apparaîtrait au moment où les tanoïdes diminuent.

M. et Mme F. Moreau, dans une étude sur la formation de la lupuline dans les poils sécréteurs du Houblon, ont établi qu'il n'y avait aucun rapport entre les tanoïdes, renfermés dans les vacuoles, et l'essence, toujours localisée dans le cytoplasme. Ces auteurs ont remarqué que les chondriosomes disparaissent dans les cellules sécrétrices au moment où l'essence s'accumule sous la cuticule. S'appuyant sur ce fait, les auteurs pensent que les chondriosomes, qu'ils considèrent comme de nature exclusivement lipoïdique, cessent d'exister à l'état figuré, diffusent dans le cytoplasme et en modifient la perméabilité. Solvants des essences et des résines, ces lipoïdes faciliteraient ainsi le passage de ces substances à travers la membrane et, par suite, leur sortie de la cellule ; en un mot le chondriome servirait de véhicule à l'essence.

Dans des recherches ultérieures sur la formation des essences, Guillier-

MOND et MANGENOT ont décrit, dans les cellules sécrétrices des poils de Noyer, un chondriome très riche et un ensemble de vacuoles composé d'abord d'éléments filamenteux et réticulés remplis de tanoïdes. L'essence apparaît, sous forme de petites gouttelettes, dans les cellules sécrétrices des jeunes poils, pour se répandre ensuite sous la cuticule. Les gouttelettes d'essence se forment directement dans le cytoplasme, sans l'intermédiaire des vacuoles, ni des chondriosomes ; ceux-ci persistent jusqu'à la dégénérescence du poil, contrairement à ce qu'avaient avancé M. et Mme F. MOREAU, et ne peuvent donc servir de solvants à l'essence pendant son émigration hors du cytoplasme. Ces mêmes auteurs ont constaté, en outre, dans les canaux sécréteurs de diverses plantes, l'absence complète de tanoïdes, ce qui paraît exclure l'idée d'une relation entre ces substances et les essences.

Les recherches détaillées de Mlle POPOVICI, sur un grand nombre de plantes, ont confirmé et précisé ces données. Elles ont démontré, d'une manière rigoureuse, que les essences et les résines prennent toujours naissance dans le cytoplasme, sous forme de gouttelettes réfringentes et osmio-réductrices ; la saponification permet de les distinguer des gouttelettes graisseuses, lorsque celles-ci coexistent avec les essences et, en aucun cas, les membranes, les vacuoles, les chondriosomes et les chloroplastes ne participent à leur formation. Mlle POPOVICI a pu, notamment, dans les canaux sécréteurs de *Philodendron*, obtenir la fixation de l'oléorésine par une méthode mitochondriale (méthode de Meves) qui lui a permis de constater qu'il n'existe aucun rapport topographique entre les gouttelettes d'oléorésine et les chondriosomes (mélange de chondriocontes et de mitochondries) ; ceux-ci persistent sans modification après la sécrétion de l'oléorésine et son émigration dans le canal (fig. 291). Elle a réalisé, d'autre part, une double coloration vitale des gouttelettes d'essence et des vacuoles, au moyen du bleu d'indophénol et du rouge neutre, fait démontrant que les essences sont toujours localisées dans le cytoplasme, et non dans les vacuoles.

Dans d'autres espèces, les deux catégories de chondriosomes (plastes et chondriosomes proprement dits) sont distinctes et présentent une allure toute différente de celle qu'elles revêtent dans les cellules environnantes. Dans les cellules sécrétrices de *Tagetes patula*, par exemple, les plastes sont à l'état de chromoplastes remplis de pigments xanthophylliens ; dans ce les de *Torreya nucifera*, ils présentent la forme de filaments pourvus de gros renflements qui semblent être des protéoplastes ; mais, en aucun cas, ces éléments n'ont un rôle dans la formation des essences. D'autre part, Mlle POPOVICI a établi que, dans de très nombreux cas (*Philodendron*, *Kleinia*, *Parthenium*, *Daucus*, *Heracleum*, *Tanacetum*, *Sequoia*, *Araucaria*, *Abies*, *Torreya*, etc...), les tanoïdes font complètement défaut dans les cellules *sécrétrices* d'essences et qu'il semble difficile, par conséquent de faire dériver les essences des tanoïdes. Par contre, les poils sécréteurs sont toujours riches en tanoïdes, mais cela s'explique facilement par le fait que ceux-ci sont des productions épidermiques et que l'épiderme est généralement le siège de la sécrétion de ces substances. Il resterait à savoir si

les essences ne peuvent être parfois mélangées aux gouttelettes grasses. Il paraît naturel, en effet, de supposer que, lorsque les cellules renferment des globules lipoïdiques, les essences, en raison de leur solubilité dans les lipides, puissent se mélanger à eux.

A la suite de recherches biochimiques, Charabot et Laloue ont émis l'hypothèse que les essences prendraient naissance, dans les tissus chlorophylliens, sous forme d'hétérosides qui, par dédoublement, sous l'action de diastases, libéreraient l'essence qui irait se collecter dans les cellules sécrétrices ; celles-ci joueraient donc simplement le rôle de collec-

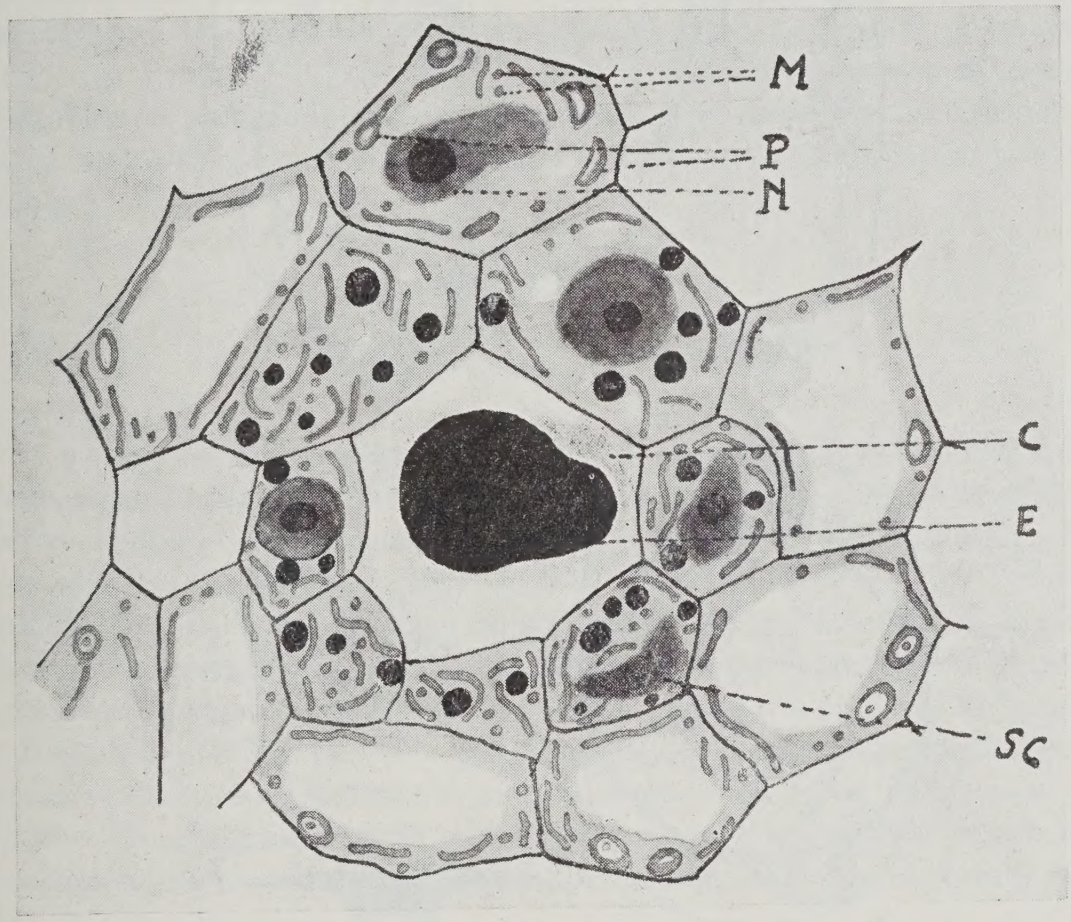


Fig. 291. — Canal sécréteur d'une racine aérienne des *Philodendron* (fixation par le liquide de Meves et coloration par la fuchsine acide). E,oléorésine noircie par l'acide osmique ; N, noyau ; P, plastes ; M, chondriosomes ordinaires ; C, lumière du canal ; SC, cellules sécrétrices (d'après Mlle Popovici, 1927).

teurs d'essence. Cette hypothèse, fondée sur le fait que certaines essences, comme l'essence de Moutarde et l'essence d'amandes amères, existent à l'état d'hétérosides dédoublables par des diastases, n'a pu être jusqu'ici ni confirmée, ni infirmée.

Quant au rôle des essences, les opinions sont partagées. L'opinion généralement admise et la plus ancienne est celle qui considère les essences comme des produits de déchet. Cependant, cette opinion a été ébranlée par les importants travaux de Charabot et de ses collaborateurs qui, par des expériences très précises, paraissent avoir démontré que les essences peuvent être utilisées par la plante, à certains moments, notamment pen-

dant la floraison et la formation des graines ou dans des conditions défavorables, telles que l'absence de lumière.

En réalité, le terme d'essence n'a pas une signification précise. Nous avons vu que les essences sont un mélange très complexe de corps aux fonctions chimiques les plus diverses. Il est donc permis de penser que certains des corps qui constituent ce mélange peuvent être utilisés par la plante.

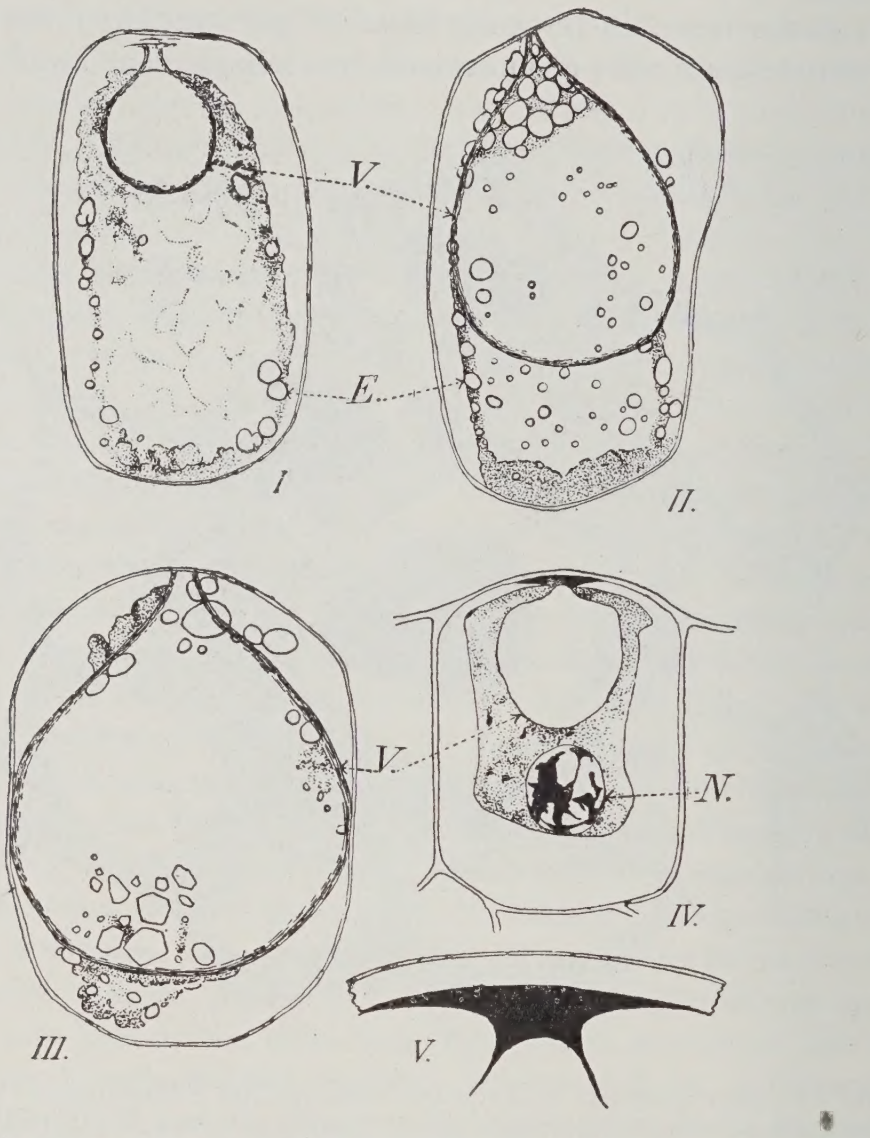


Fig. 292. — I à III, développement d'une cellule à essence chez le Camphrier (*Cinnamomum Camphora*) : E, gouttelettes d'essence formées dans le cytoplasma. V, vésicule collectrice attachée à la paroi cellulaire. — IV, cellule à essence d'*Asarum europæum* fixée et colorée. N, noyau ; V, vésicule collectrice. — V, détail du mode d'attache de la vésicule sur la paroi (d'après Leemann, 1928).

Mais il n'en est pas moins vrai que la plus grande partie de ces produits est rejetée finalement hors des cellules (canaux sécréteurs), ou en dehors du corps protoplasmique, entre les deux couches de la membrane (poils sécréteurs) ; souvent aussi, les essences et résines sont localisées dans des laticifères dont le contenu ne semble pas être repris par l'organisme et qui paraissent être des organes d'excrétion. Tout porte donc à considérer les essences comme des produits d'excrétion.

Cette conclusion a reçu un appui par les recherches récentes de LEEMANN sur un certain nombre de plantes, telles que les Lauracées (Camphrier, Cannelier) et l'*Asarum europæum*. Dans ces plantes, les essences sont produites, comme nous l'avons dit, par des cellules peu différentes des autres qui se trouvent disséminées dans le parenchyme des tiges et des feuilles ; les gouttelettes d'essence formées dans le cytoplasme vont ensuite s'accumuler dans la cellule même, à l'intérieur d'une vésicule limitée par une mince enveloppe attachée à la paroi cellulaire (fig. 292) ; dans cette enveloppe, l'essence est donc enkystée, c'est-à-dire désormais soustraite au contact immédiat du protoplasme vivant. Tous ces faits conduisent à admettre que les essences paraissent constituées, au moins en majeure partie, de produits d'excrétion, déchets du fonctionnement de certains protoplasmes, par lesquels ils ne seront jamais repris et dont la destinée est d'être rejetés immédiatement, ou après la mort de la plante, dans le milieu ambiant.

GLUCIDES

Glycogène.

On ne connaît qu'un très petit nombre de glucides qui se localisent dans le cytoplasme lui-même. Parmi ceux-ci, le plus répandu est le glycogène qui, comme l'amidon, est un polyholoside, produit de la condensation de n molécules de glucose avec perte de H^2O, de formule $(C^6\ H^{10}O^5)^n$. Comme l'amidon, le glycogène renferme du phosphore. Selon PRINGSHEIM, le glycogène se rapprocherait plus des amylopectines qui constituent la partie superficielle des grains d'amidon que des amyloses qui en forment la partie centrale. L'hydrolyse, par les acides étendus, à chaud, le transforme, comme l'amidon, d'abord en dextrines, puis en maltose et, enfin, en glucose ; une diastase, la *glycogénase* opère cette hydrolyse. Le glycogène forme dans l'eau des solutions colloïdales et c'est, sans doute, dans cet état qu'il existe dans le cytoplasme.

Ce glucide signalé, il y a très longtemps par KÜHNE dans les Myxomycètes, n'est connu, en réalité, dans les Végétaux, que grâce aux belles recherches d'ERRERA. Le savant belge l'a, pour la première fois, décelé microchimiquement, dans un grand nombre de Végétaux et a pu l'en extraire. Mais, tandis que le glycogène est si répandu dans les Animaux, il ne se rencontre dans aucun des Végétaux supérieurs. Parmi les plantes vertes, il n'existe que dans les Cyanophycées. Par contre, il se trouve en grande abondance dans la plupart des Champignons (Myxomycètes, Mucorinées, Ascomycètes, Basidiomycètes), dont il constitue la réserve glucidique la plus importante. Il est particulièrement abondant dans les Levures qui en contiennent jusqu'à 40 % de leur poids de matière sèche, dans les asques (31 % dans les Truffes) et dans les appareils fructifères des Basidiomycètes (14 % dans l'*Amanita muscaria*, 20 % dans *Ithyphallus impudicus*). On le retrouve également chez un grand nombre de Bactéries.

Le glycogène est facile à mettre en évidence, dans les cellules vivantes, par le réactif iodo-ioduré qui lui donne une coloration brun acajou caractéristique, teinte qui s'efface lorsqu'on chauffe la préparation, pour reparaître après refroidissement. Le glycogène étant insoluble dans l'alcool, la réaction peut être effectuée après fixation des cellules par ce produit. Il apparaît, dans le cytoplasme, sous forme de plages plus ou moins étendues, à contours irréguliers, tel un liquide qui imbiberait une partie d'une éponge.

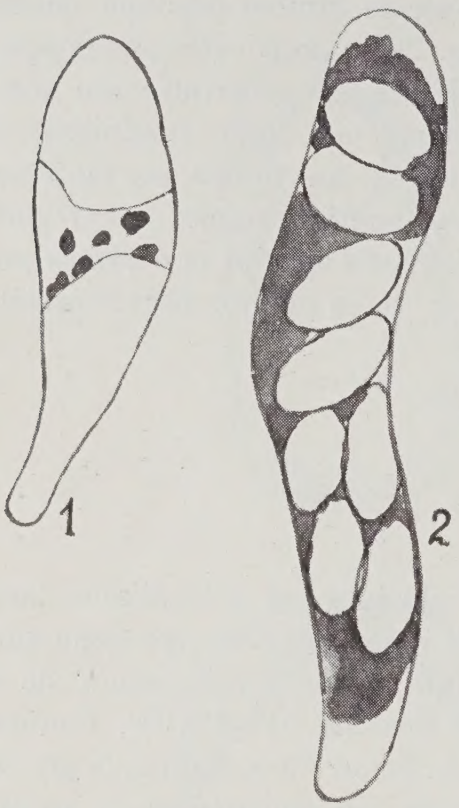


FIG. 293. — *Ascobolus marginatus*. — 1, jeune asque montrant l'apparition du glycogène dans le cytoplasme. — 2, asque avec son glycogène (le glycogène se présente à l'état de plages acajou, ici figurées en gris ; des coupes fraîches de périthèce ont été traitées par le réactif iodo-ioduré ; d'après GUILLIERMOND, 1903).

GUILLIERMOND a étudié sa formation dans l'épiplasme de l'asque d'un grand nombre d'Ascomycètes (*Pustularia vesiculosa*, *Ascobolus marginatus*, *Aleuria olivacea*, *amplississima*, *vulgaris*, *Helvella sulcata*, *elastica*, *crispa*, *Ciboria equinophila*, *Bulgaria inquinans*, *Otidea leporina*). Il se trouve à l'état diffus dans tout l'épiplasme, entre les ascospores et surtout dans la partie basale, étroite, de l'asque (fig. 293). Le glycogène disparaît peu à peu pendant la croissance des ascospores, absorbé par ces dernières : en même temps qu'il disparaît de l'épiplasme, on le voit reparaître dans les ascospores, lorsque celles-ci ont atteint leur maturité. Le glycogène manque dans quelques espèces (*Geopyxis Catinus* et *Elaphomyces granulatus*).

Le glycogène existe dans presque toutes les Levures ; dans les *Schizosaccharomyces*, cependant, il fait défaut et se trouve remplacé par des amyloïdes colorables en bleu par l'iode, qui imprègnent la paroi des ascospores. Il apparaît, dès le début du développement, sous forme de petites taches, de contour irrégulier, disséminées dans le cytoplasme ; puis ces taches finissent par confluer peu à peu en une grosse masse ronde refoulant la vacuole et le noyau à la périphérie et occupant, à elle seule, presque tout le volume de la cellule, qui se trouve ainsi transformée en une sorte de glande à glycogène (cf. fig. 153). C'est ainsi qu'il apparaît, au bout de 24 à 48 heures de culture, et pendant la période active de la fermentation. Cette masse de glycogène offre l'apparence d'une vacuole et a été souvent désignée sous le nom de *vacuole à glycogène*. En réalité, elle ne représente pas une véritable vacuole, mais une sorte de grosse inclusion de glycogène dans le cytoplasme (1). Sur le vivant,

1. Peut-être, cependant, est-il possible de comparer cette inclusion à une vacuole spécialisée.

elle se distingue par une réfringence moindre que celle du cytoplasme, mais elle est beaucoup moins hyaline que la vacuole. Dans les préparations fixées et colorées, elle apparaît avec l'aspect d'une grosse vacuole, mais bien distincte de la vacuole proprement dite par le fait qu'elle est moins transparente et montre, dans son intérieur, une grande quantité de petites granulations confuses, à peine colorées par l'hématoxyline et dont la signification est, d'ailleurs, inconnue. A la fin du développement, cette grosse inclusion de glycogène disparaît progressivement et les cellules reviennent à leur structure ordinaire initiale : la vacuole comprimée par la masse de glycogène reprend sa position primitive au centre de la cellule et son volume normal. Pendant la sporulation, le glycogène apparaît, en grande quantité, dans l'épiplasme des asques et y subit la même évolution que dans les Ascomycètes supérieurs ; il est peu à peu utilisé par les ascospores pour se reformer dans celles-ci, lorsqu'elles ont achevé leur croissance.

Dans les Cyanophycées, le glycogène est localisé dans la zone corticale verte correspondant au cytoplasme (Errera). Dans les Bactéries, il peut s'accumuler dans les régions polaires (*Bacillus radicosus*) ; il se rencontre en grande abondance dans les cellules sporulées, dans le cytoplasme environnant la spore.

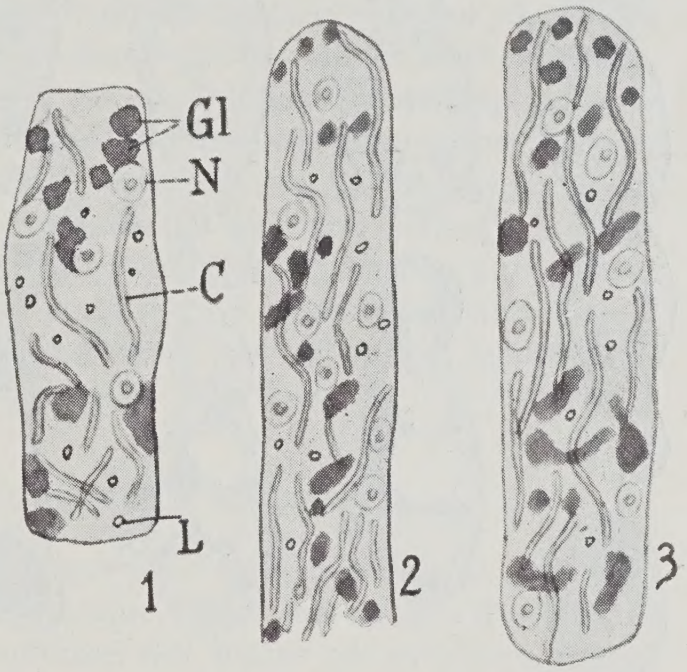


Fig. 294. — Oïdies (1 et 3) et extrémité d'un filament (2) d'*Endomyces Magnusii* traitées par le réactif iodo-ioduré, *in vivo*. — On voit, avec une grande netteté, les noyaux (N), les chondriosomes (C) et les granulations lipoïdiques (L). Le glycogène (Gl), coloré en brun acajou, apparaît dans le cytoplasme sous forme de petites plages ; celles-ci sont souvent au voisinage du noyau, mais sans aucune relation avec les chondriosomes (d'après Guilliermond, 1921).

Plusieurs cytologistes ont soutenu que, dans les cellules animales, le foie notamment, le glycogène se formerait au sein des chondriosomes (Arnold). La même opinion a été formulée par Henneberg pour les Levures. Mais cette manière de voir n'a pu être confirmée.

On a pu observer, avec une grande précision, le mode cytologique de formation du glycogène dans certains Champignons, tels que l'*Endomyces Magnusii* et les Levures. Dans les filaments de l'*Endomyces Magnusii*, les noyaux, le chondriome et les vacuoles sont souvent parfaitement visibles sur le vivant. Lorsqu'on introduit, dans la préparation, une goutte de réactif iodo-ioduré, il est facile de constater (fig. 294) que le glycogène apparaît, dans les extrémités des filaments en voie de croissance, au sein du cytoplasme, sous forme de petites taches, de contours irréguliers, localisées surtout au voisi-

nage des noyaux. On peut également se rendre compte, avec la plus grande netteté, qu'il n'existe aucun rapport topographique entre le glycogène et les éléments du chondriome ; ceux-ci, presque tous à l'état de chondriocontes, prennent, avec le réactif iodo-ioduré, une teinte jaune plus accentuée que celle du cytoplasme et ne participent pas à la formation du glucide. Dans la suite, les petites taches de glycogène finissent par confluer dans la région plus âgée des filaments et forment alors de grosses plages : dans quelques cas, le glycogène peut imprégner tout le cytoplasme et, lorsqu'il devient trop abondant, il arrive qu'il émigre partiellement dans les vacuoles, où il est précipité sous forme de petits grains faiblement réfringents.

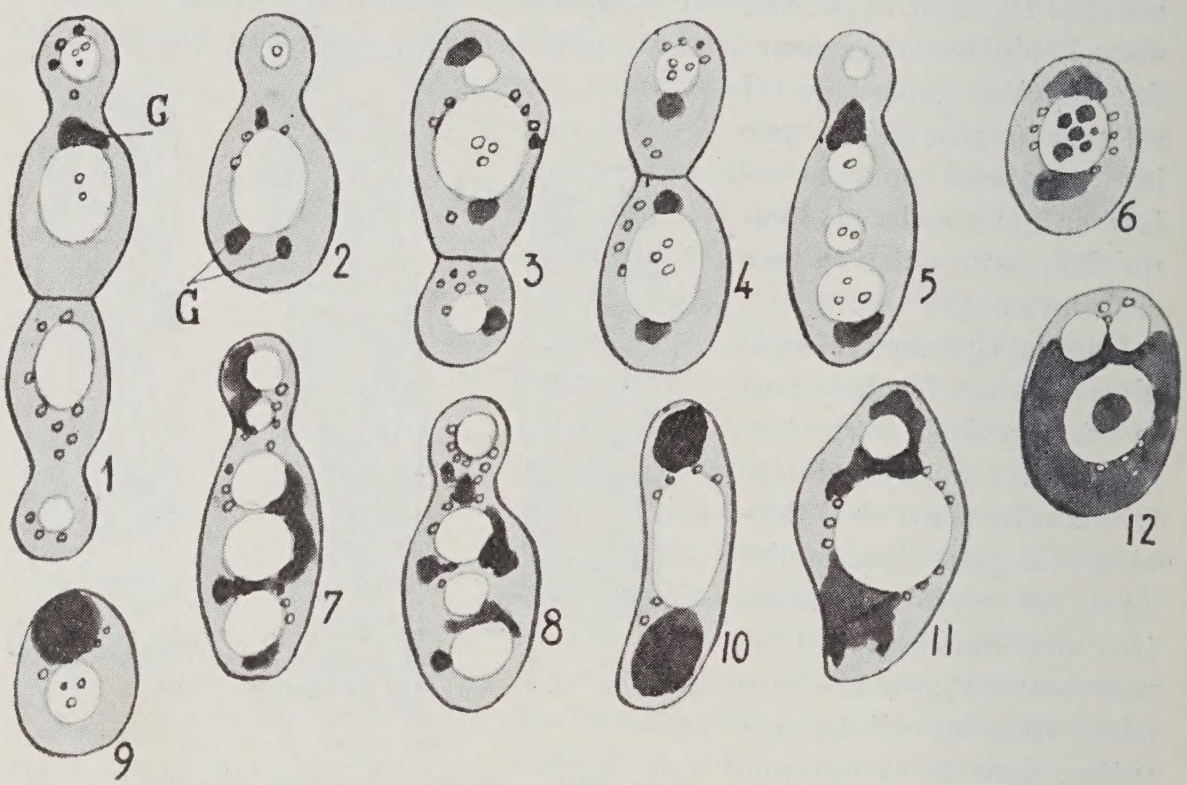


Fig. 295. — Cellules du *Saccharomyodes Ludwigii* traitées, *in vivo*, par le réactif iodo-ioduré. On aperçoit, dans les cellules, les vacuoles avec. parfois, dans leur intérieur des corpuscules métachromatiques et, dans le cytoplasme, de petites granulations lipoïdiques. Le glycogène (G), coloré en brun acajou, apparaît d'abord sous forme de petites plages dans le cytoplasme, autour des vacuoles (1 à 8); dans les cellules plus âgées, il se collecte en une ou deux grosses inclusions ayant l'aspect de vacuoles (9 et 10) ; une partie du glycogène peut parfois pénétrer dans les vacuoles (6 et 12).

Les mêmes résultats ont été obtenus dans les Saprolégniacées, chez lesquelles le chondriome est si facile à observer sur le vivant. Ces Champignons ne renferment ordinairement pas de glycogène. Cependant, dans les jeunes zoosporanges et dans les zoospores, on trouve une matière qui présente, avec le réactif iodo-ioduré, les réactions du glycogène. Cette substance en diffère cependant parce qu'elle ne disparaît qu'après chauffage à une température très élevée. Il semble qu'il s'agisse d'une variété de glycogène (Errera). Il est facile de constater, là encore, qu'il n'existe aucune relation entre le glycogène et les chondriosomes.

On a pu suivre également (fig. 295) le mode de formation du glycogène dans

le *Saccharomycodes Ludwigii*, dans lequel on peut également, dans certaines cellules, distinguer le chondriome sur le vivant. On a constaté que le glycogène apparaît sous forme de petites plages disséminées autour des vacuoles et sans aucune relation avec le chondriome. Ensuite, ces plages confluent pour former une grosse masse sphérique occupant le centre de la cellule.

Ainsi, ces observations dues à GUILLIERMOND ont démontré que les chondriosomes ne participent pas à la formation du glycogène. Les recherches postérieures de R. NOEL sur les cellules hépatiques ont d'ailleurs abouti au même résultat et démontré que le glycogène se forme, dans ces cellules, exactement comme dans les Champignons.

On a désigné sous le nom de *paraglycogène* une substance que l'on rencontre chez certaines Bactéries et dans quelques Protozoaires, substance que l'iode colore en brun acajou, comme le glycogène, mais qui n'est pas soluble dans l'eau. VAN BAMBEKE a observé, dans certaines cellules, dites scléreuses, du mycélium de *Lepiota meleagris*, des granulations intracytoplasmiques colorables en violet foncé par l'hématoxyline-éosine et en rouge par la safranine, qu'il considère formées d'une substance voisine du glycogène. Ce sont des granulations de dimensions variables, les unes très petites, les autres mesurant de 5 à 6 μ, réunies souvent en chapelets, et dont les plus volumineuses se montrent formées d'un point central entouré de zones concentriques. Ces corps qui, par leur aspect et leur structure, rappellent le paraglycogène, se teignent en brun violet par l'iode.

« *Amidon* » *des Rhodophycées et paramylon.*

Dans les Rhodophycées, on ne trouve pas d'amidon semblable à celui des autres plantes. Par contre, dans presque toutes les cellules, il existe, en grande abondance, dans le cytoplasme, des grains qui prennent, avec le réactif iodo-ioduré, des teintes variant du brun acajou au rouge violacé et que l'on a désignés, pour les distinguer des vrais grains d'amidon, sous le nom d' « *amidon des Rhodophycées* » ou « *amidon floridéen* ». Ces grains présentent des dimensions variables suivant les espèces et, dans une même espèce, suivant les parties de la plante : les uns sont extrêmement petits (de l'ordre d'une fraction de μ) et d'autres offrent un diamètre qui atteint ou dépasse 20 à 30 μ. La forme de ces grains n'est pas moins diverse : celle des très petits grains est irrégulière et indéfinissable ; les grains plus volumineux sont des corps ovoïdes, des disques planconvexes ou biconvexes, des éléments biconcaves ressemblant à des hématies, ou cupuliformes, etc... Ils ne présentent pas de structure visible. Observés en lumière polarisée, ces grains, quand ils ont une certaine dimension, apparaissent biréfringents et offrent le phénomène de la croix noire. Chauffé à 70°, l'amidon floridéen forme un empois, comme l'amidon ordinaire. Par hydrolyse, comme l'amidon ordinaire, il ne donne que du glucose. Se fondant sur cette similitude, VAN TIEGHEM, puis KYLIN, ont cru devoir assimiler ces grains à l'amidon.

Cependant, il existe des différences essentielles entre l' « amidon » des Rhodophycées et l'amidon ordinaire. Les recherches de W. SCHIMPER ont,

en effet, montré, pour la première fois, que l'amidon des Rhodophycées ne prend jamais naissance dans les plastes, mais se forme directement dans le cytoplasme. Le fait a été vérifié par des études très précises de MANGENOT qui a constaté, par contre, comme l'avaient fait déjà W. SCHIMPER et SVEDELIUS, que l'amidon rhodophycéen naît surtout au voisinage du noyau et pense que ce dernier pourrait exercer un rôle dans sa formation. Des observations sur l'« amidon » dans les *Lemanea*, où cette substance se présente, dans le cytoplasme, sous forme d'une poussière de très petits grains, à la limite de la visibilité, se colorant en brun acajou par le réactif iodo-ioduré, avaient conduit L. ERRERA à rapprocher ce soi-disant amidon du glycogène. C'est la conclusion à laquelle s'était rallié MANGENOT, dans ses premières recherches sur les mêmes Algues. Cependant, des études ultérieures sur l'« amidon », dans d'autres Rhodophycées où celui-ci se présente sous forme de gros grains, l'ont amené à modifier son opinion et à considérer cette matière comme une simple variété d'amidon, ne différant de l'amidon des autres plantes que par un degré de condensation moindre. Cependant, en dehors du fait que l'amidon des Rhodophycées ne se forme pas au sein des plastes, il existe, entre l'amidon ordinaire et l'amidon rhodophycéen, d'importantes différences : c'est ainsi que l'amidon des Rhodophycées est souvent altéré par les fixateurs et notamment pas la méthode de Regaud, qui conserve si bien les grains d'amidon ordinaire ; de plus, l'amidon des Rhodophycées ne présente pas les zones concentriques presque toujours visibles dans les grains d'amidon ordinaire. Il semble donc qu'on ne soit pas fixé sur cette question, et, en tout cas, les « amidons » des Rhodophycées (1) sont des substances mal connues différant suffisamment de l'amidon ordinaire pour qu'on les en sépare complètement.

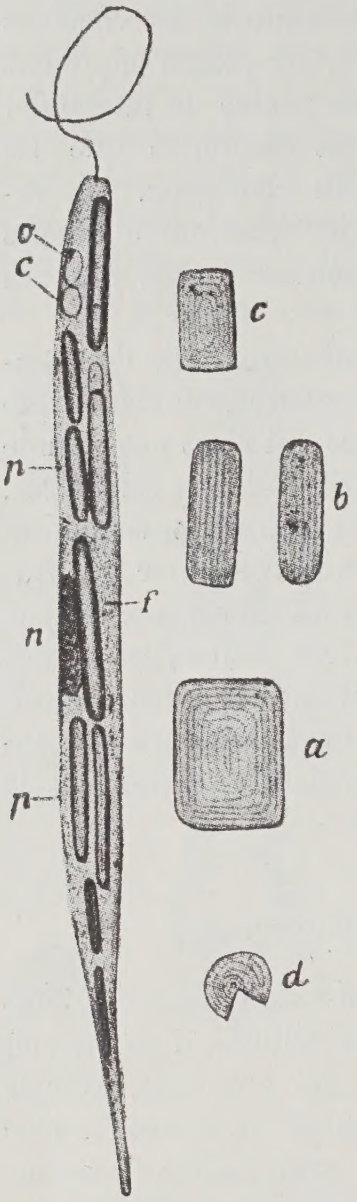


FIG. 296. — Grains de paramylon. — *A gauche*, cellule d'*Euglena acus* contenant des grains de paramylon ; *o*, stigma ; *c*, vacuole pulsatile ; *n*, noyau ; *p*, paramylon. — *A droite*, grains de paramylon isolés d'*Euglena Ehrenbergii* ; *a* et *c*, grains vus de face ; *b*, grains vus de profil ; *d*, grain disciforme, qu'une forte pression a fait éclater (d'après KLEBS, 1893).

Signalons, en outre, la présence, dans diverses Bactéries (*Bacillus amylobacter*, *Granulobacter butyricum*), de grains bleuissant par l'iode et qui ont été rapprochés des matières amylacées.

1. Il est probable, en effet, que l'on a confondu, sous le nom d' « amidon » des Rhodophycées, des substances plus ou moins différentes, ne présentant en commun que le

Il convient de mentionner, d'autre part, la présence, dans le cytoplasme d'un certain nombre de Thallophytes, d'une substance qu'on a aussi rapprochée de l'amidon sous le nom de *paramylon*. Cette substance est caractéristique des Euglénacées. Le paramylon se présente sous forme de grains affectant les aspects les plus divers : disques, lentilles, bâtonnets, étoiles, etc..., montrant comme les grains d'amidon des lignes concentriques sombres et claires (fig. 296). Il est insoluble dans la plupart des solvants et peu attaquable par les acides et les alcalis. Il ne se colore pas par l'iode.

Klebs, enfin, a observé, chez les *Chrysomonadines*, une substance très réfringente, qu'il a dénommée *leucosine*, et qui remplacerait l'amidon et le paramylon. Cette substance apparaît sous forme de gouttelettes ou de plages (cf. fig. 457, p. 1012) ; elle est soluble dans l'eau et peut être fixée et colorée. A. Meyer la considère comme un glucide.

PROTÉIDES

Cristalloïdes protéiques. — On trouve fréquemment, dans les cellules des Phanérogames, des inclusions protéiques présentant un aspect cristallin ; on les désigne sous le nom de *cristalloïdes protéiques* : ils semblent correspondre, en réalité, à un état vraiment cristallin des protéides.

Ces cristalloïdes, étudiés par Zimmermann et Molisch, sont teints en rouge par le réactif de Millon, et jaunissent plus fortement que le cytoplasme par le réactif iodo-ioduré. Ils se colorent intensément par l'hématoxyline ferrique, ainsi que par la safranine, la fuchsine, le carmin et le vert de méthyle.

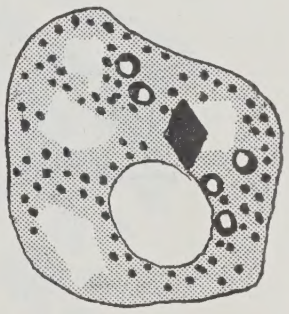


Fig. 297. — Cellule parenchymateuse d'un tubercule jeune de Pomme de terre ; un cristalloïde protéique est visible dans le cytoplasme, à côté du noyau, parmi les chondriosomes (d'après Guilliermond, 1913).

Chaque cellule du parenchyme du tubercule de Pomme de terre, par exemple, renferme un petit cristalloïde protéique de forme cubique (fig. 297) et chaque cellule épidermique des feuilles de *Polypodium ireoïdes* en contient un de forme octaédrique. On a signalé également des cristalloïdes protéiques aciculaires, fusiformes ou d'aspect divers, dans la paroi du fruit de *Gratiola officinalis*, dans le parenchyme des feuilles de *Vanda fulva* et de *Drosera*, dans les feuilles d'*Epiphyllum*, de *Passiflora cærulea*, dans l'épiderme d'*Opuntia*, et dans beaucoup d'autres Phanérogames (Molisch, Heinricher, Stock, Sperlich, Gicklhorn,

caractère, dépourvu de toute signification chimique (cf. p. 547), d'être colorées par les réactifs iodés. C'est ainsi que, chez *Rhodymenia palmata* où l'on peut mettre en évidence, dans les cellules, de très petits grains colorables en brun violacé par l'iode, il n'existe aucune matière amylacée : les recherches récentes et très précises, de Gueguen ont établi, en effet, que *le seul* glucide de cette Algue est (cf. p. 587) un hétéroside formé de glycérol et de galactose (*floridoside*).

Solla, Arthur Meyer). Des travaux récents ont fait connaître la présence, en grande abondance, de cristalloïdes protéiques, de forme prismatique, dans les cellules des divers tissus des feuilles de Tabac atteintes de la maladie de la mosaïque (Klebahn, Quanjer, Dufrénoy). Des cristalloïdes octaédriques se rencontrent également dans diverses Algues marines, appartenant aux groupes des Rhodophycées et des Cladophoracées, notamment chez *Cladophora prolifera*, où ils ont été décrits par Klein. L'étude de ces cristalloïdes a été reprise par Chemin (1931) chez *Cladophora* ; ces cristaux sont hexaédriques (*Cl. pellucida*) ou cubiques (*Cl. prolifera et Cl. rupestris*) (1).

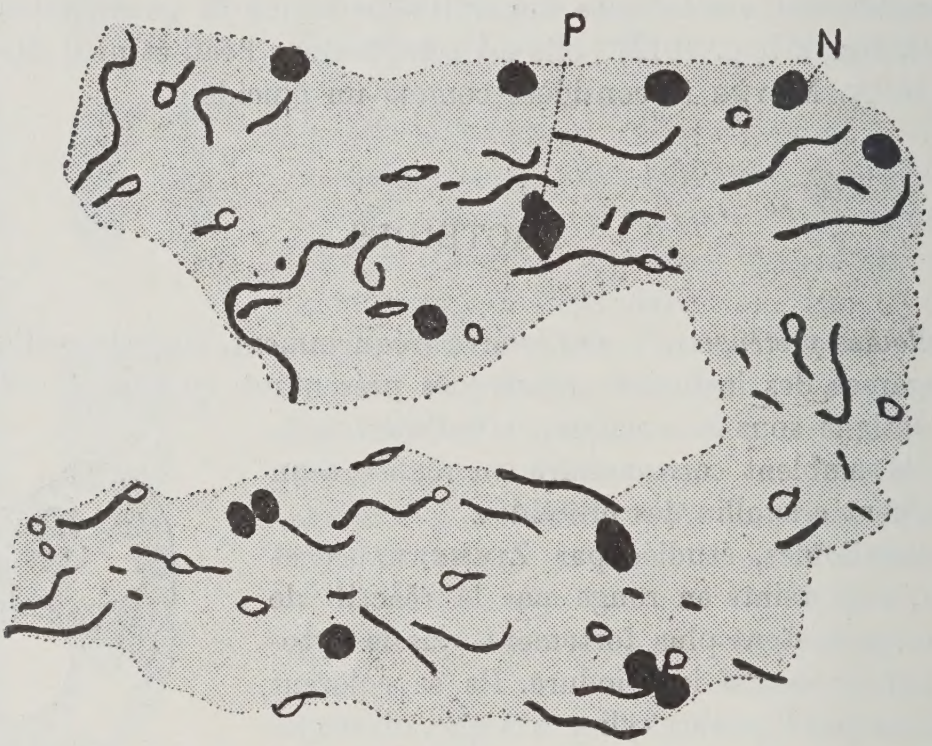


Fig. 298. — Fragment de plectenchyme du pied du carpophore de *Psalliota campestris*. N, noyaux ; P, cristalloïdes protéiques ; on observe, en outre, de nombreux chondriosomes (d'après Guilliermond, 1915).

Les cristalloïdes protéiques sont également assez répandus dans certains Champignons, notamment dans les tubes sporifères et les zygospores des Mucorinées où ils ont été désignés sous le nom de *cristalloïdes de mucorine* (Klein, Errera, Van Tieghem, F. Moreau). On les trouve également dans le plectenchyme du chapeau et du pied de l'appareil fructifère de beaucoup d'Autobasidiomycètes, notamment dans *Psalliota campestris* (Guilliermond ; fig. 298), ainsi que dans le mycélium de *Coccobotrys xylophilus* et dans certaines hyphes de *Lepiota meleagris*, désignées sous le nom d'hyphes à cristalloïdes (van Bambeke).

Enfin, des cristalloïdes protéiques ont été décrits récemment dans le

1. Il convient de remarquer que, selon Chemin, ces cristalloïdes seraient localisés dans la vacuole et non dans le cytoplasme, ce qui les distinguerait des autres ; ils résulteraient d'une sursaturation du suc vacuolaire et seraient, par conséquent, comparables à ceux qui se forment dans les grains d'aleurone.

mycélium et les gamétanges du *Spermophthora Gossypii* (Guilliermond). Les cristalloïdes de ce Champignon offrent des dimensions très variables ; es uns, volumineux, ont à peu près la même largeur que le filament dans lequel ils se trouvent ; certains ont des aspects cristallins très accusés (octaèdres ou cubes) ; d'autres montrent des formes très diverses : losangiques, anguleuses, en fuseau ; il en est en forme d'aiguilles extrêmement allongées (fig. 299).

On doit faire une place spéciale aux cristalloïdes protéiques décrits par Molisch dans le latex de *Musa sinensis* et d'*Amorphophallus Rivieri* : ceux-ci, en forme de bâtonnets ou de prismes, sont, en effet, enfermés dans de

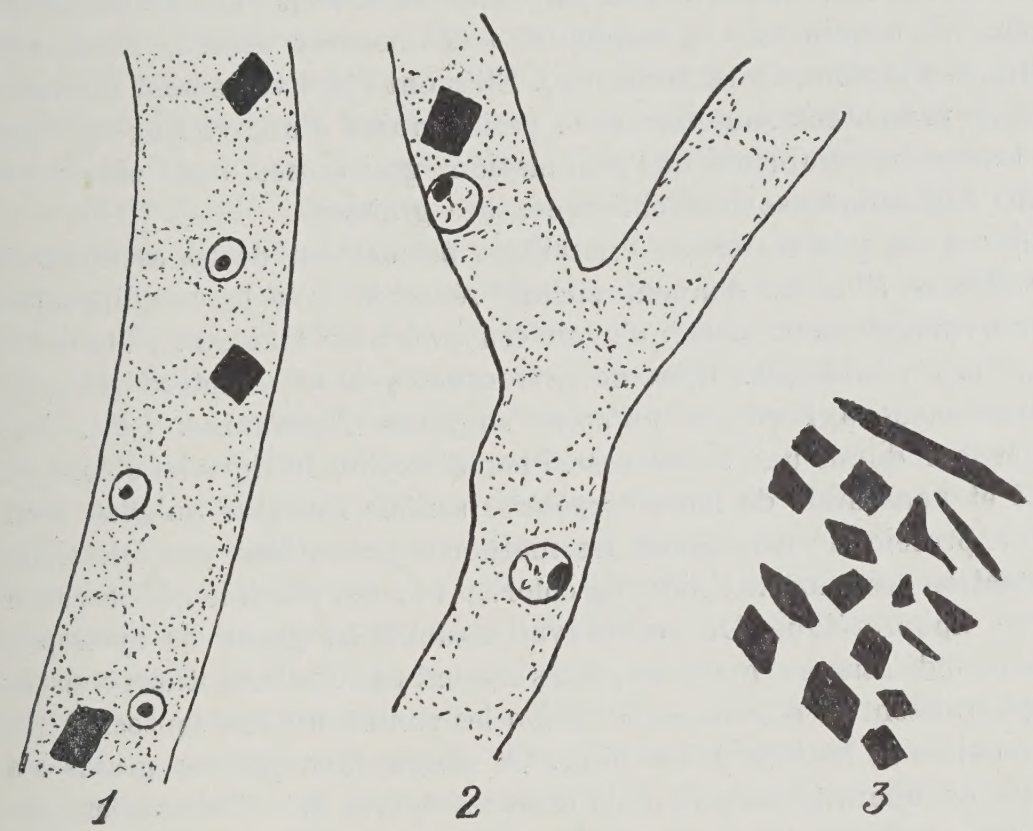


Fig. 299. — 1 et 2, filaments mycéliens de *Spermophthora Gossypii*, avec noyaux et cristalloïdes protéiques. — 3, diverses formes des cristalloïdes protéiques du même Champignon (d'après Guilliermond, 1928).

petites vésicules limitées par une paroi nettement visible. On peut se demander si ces vésicules ne correspondent pas à des protéoplastes altérés.

Molisch a signalé également, dans le latex de *Cecropia peltata* et *Brosimum microcarpum*, des corps protéiques, d'aspect non cristallin, très nombreux, ressemblant beaucoup à des grains d'aleurone qui seraient dépourvus de cristalloïde et de globoïde : ce sont des corps en forme d'anneau, lenticulaires, fusiformes, biconvexes, arrondis, polyédriques, pouvant offrir, par conséquent, les aspects les plus divers, isolés ou réunis, à deux ou à plusieurs, comme des grains d'amidon composés. Les plus gros ont de 16 à 17 μ ; ces corps seraient peut-être aussi des protéoplastes.

Mentionnons, enfin, de gros corps, atteignant souvent 24 μ de diamètre, ronds ou elliptiques, observés dans les cellules internodales des Characées,

où ils sont déplacés par les courants cytoplasmiques ; ils portent, sur toute leur surface, des pointes épineuses, ce qui leur a fait réserver le nom de « Stachelkugeln » (= boules épineuses). D'après VATULA et OVERTON, il s'agirait, ici encore, d'inclusions protéiques.

On a signalé, dans les Cyanophycées, des granulations très réfringentes, de formes un peu anguleuses, de dimensions variées, parfois très nombreuses, qui, dans beaucoup d'espèces, se trouvent presque exclusivement localisées entre les parois transversales des cellules, mais, dans d'autres, se rencontrent aussi sur les faces latérales. Ces granulations ont été décrites sous des noms divers, « *boules gélatineuses* » (ZIMMERMANN), « *grains de réserve* » (NADSON), « *cristalloïdes de protéine* » (HEGLER) ; mais elles sont surtout connues sous le nom de « grains de *cyanophycine* » (ZACHARIAS BORZI, HIERONYMUS, KOHL, A. FISCHER, GUILLIERMOND). Elles ont été diversement interprétées. Elles se présentent sous forme de petits grains d'une réfringence accusée qui les fait ressembler à des granulations graisseuses, mais elles n'offrent aucun des caractères histochimiques des graisses.

Elles n'ont pas de formes cristallines permettant de les assimiler à des cristalloïdes. Elles ne donnent aucune réaction avec la vanilline chlorhydrique, contrairement à ce qu'avait cru constater HEGLER. Elles ne se colorent pas vitalement. Elles ne présentent pas le caractère de glucides, contrairement à l'opinion qu'avait soutenue ZACHARIAS. Le réactif de Millon leur donne une teinte rose, l'hématoxyline ferrique les colore en noir foncé et l'ensemble de leurs caractères semble indiquer qu'elles sont de nature protéique ; cependant, les méthodes préconisées par Dietrich pour la détection des phospholipides les colorent et il est possible qu'elles soient de nature lipoprotéique. DEHORNE avait assimilé les grains de cyanophycine à des chondriosomes ; mais ces grains ne sont pas des formations constantes : ils apparaissent et disparaissent, selon les conditions ambiantes, et il n'est pas possible de les interpréter ainsi. On a remarqué que ces grains s'accumulent en quantité considérable dans les spores des Nostocacées pendant leur croissance ; aussi semblent-elles représenter un matériel de réserve de nature protéique, comme l'admet NADSON.

Signalons, enfin, l'existence, dans beaucoup d'asques jeunes de Pézizinées, de granulations sphériques, fortement colorables par l'hématoxyline ferrique, disséminées dans le cytoplasme, surtout autour du noyau, et connues sous le nom de *grains basophiles* (R. MAIRE, GUILLIERMOND). On ignore complètement la signification de ces corps, qui semblent de nature protéique.

PIGMENTS

Nous avons dit que les Cyanophycées ne renferment ni plastes, ni autres chondriosomes, et que leur chlorophylle se trouve diffuse dans le cytoplasme. Cette chlorophylle, qui paraît correspondre au composé *a*, est accompagnée d'un pigment surnuméraire désigné sous le nom de *phycocyanine*,

qui existe également chez certaines Algues rouges, et dont il a été déjà question. Dans certains *Oscillatoria* (Bocat) et *Nostoc* (Teodoresco) ce pigment est également associé à de la phycoérythrine.

On rencontre souvent, dans le cytoplasme des Végétaux, des pigments carotinoïdes dissous dans des gouttelettes graisseuses, comme les anthocyanes sont dissoutes dans les vacuoles ; c'est précisément en raison de la localisation fréquente de ces pigments dans ces gouttelettes qu'on les a souvent désignés sous le nom de *lipochromes*. Ces pigments dissous dans des corps gras sont rares chez les Végétaux chlorophylliens, dans lesquels les carotinoïdes ont généralement comme substratum les plastes. Cependant, certaines Algues vertes sont caractérisées par la présence, dans leur cytoplasme, de très nombreuses gouttelettes graisseuses ou d'un unique et très gros globule graisseux tenant en dissolution, soit de la xanthophylle, soit, le plus souvent, du carotène qui confèrent à ces Algues des teintes orangées ou jaunes. C'est ainsi que les gazons de *Trentepholia aurea* présentent une teinte orangée, parce que les cellules de cette plante sont bourrées de globules graisseux colorés par du carotène. La coloration rouge que présentent parfois, sur des espaces plus ou moins étendus, les neiges persistantes des hautes montagnes, est due à la présence, en grande quantité, de diverses Algues unicellulaires qui renferment de volumineuses gouttes d'huile colorées, soit par du carotène (*Chlamydomonas nivalis*), soit par de la xanthophylle (*Scotiella nivalis*). Mais c'est surtout dans les Champignons que l'on rencontre les pigments carotinoïdes dissous dans des gouttelettes graisseuses. Le pigment appartient, presque toujours, au groupe du carotène et offre des teintes variant, selon les cas, du rouge à l'orangé. On observe ces pigments notamment dans les urédospores des Urédinales, et c'est à eux qu'est due leur couleur orangée. Le carotène se rencontre également, à cet état, dans les paraphyses d'un certain nombre de Pezizinées colorées en rouge ou en orangé, où il est représenté par de très petites gouttelettes graisseuses, contenant en dissolution un pigment carotinoïde, et qui remplissent complètement le cytoplasme. On retrouve des pigments analogues dans beaucoup de Levures rouges ou roses (*Sporobolomyces*, par exemple) ; ceux-ci sont localisés dans des gouttelettes de dimensions très variables, parfois très grosses.

En général, les globules graisseux qui renferment ces pigments présentent à la fois les caractères microchimiques des lipides et du carotène : les globules graisseux sont solubles, en même temps que le pigment, dans l'éther, le chloroforme, le benzène et le sulfure de carbone : ces globules sont osmioréducteurs et présentent les réactions du carotène : coloration brune par le réactif iodo-ioduré, bleue verte par l'acide sulfurique et l'acide chlorhydrique concentrés, et par le perchlorure de fer. C'est le cas pour les gouttelettes graisseuses colorées des paraphyses des Pézizinées (*Sarcoscypha coccinea*, *Humaria rutilans*). Il n'en est cependant pas de même pour les Levures. Les pigments contenus dans les gouttelettes graisseuses de ces Champignons ne sont pas solubles dans les solvants des carotènes et il est impossible d'obtenir sur elles les réactions de ces corps (Guilliermond). Cependant, les recherches de Janssens et Martens sur une Levure

rouge du genre *Sporobolomyces* ont démontré que ce pigment appartient au groupe du carotène. Ces auteurs ont extrait le pigment par broyage des cellules dans du sulfure de carbone et ont constaté que ce pigment isolé offre, en solution, toutes les réactions du carotène. Les globules graisseux qui renferment ce pigment montrent les caractères microchimiques des lipides (coloration par le bleu d'indophénol, le Soudan, le rouge écarlate, noircissement par l'acide osmique). Ils sont, en outre, colorables sur le vivant, mais d'une manière diffuse, par le rouge neutre et le bleu de crésyl. Mais ils ne sont pas solubles dans les solvants des graisses et se conservent après tous les fixateurs, même ceux qui renferment de l'alcool et de l'acide acétique; après fixation, ils se colorent fortement par l'hématoxyline ferrique. Il semble donc que les granulations qui servent de support à ce pigment ont une constitution très complexe ; elles paraissent formées, à la fois par des lipides et des substances protéiques ; de plus, il semble que leur pigment forme avec ce substratum une combinaison très stable.

En dehors des pigments dont il vient d'être question, on rencontre, dans les Champignons, des pigments de couleurs très diverses: verts, noirs, violets, rouges, qui paraissent excrétés en dehors des filaments ou fixés sur la membrane et dont la nature est encore peu connue. Certaines Levures, par exemple, ont un pigment noir: dans quelques espèces, ce pigment est sécrété au dehors des cellules et fixé par une zone mucilagineuse qui entoure les cellules ; dans d'autres, il paraît localisé dans la membrane squelettique elle-même.

Ces pigments sont encore mal connus et l'on ignore, pour la plupart, leur localisation. L'un d'eux, le pigment noir du *Sterigmatocystis nigra* a été désigné sous le nom d'*aspergilline* et rapproché de l'hématine (Linossier). Les Bactéries dites chromogènes élaborent, elles aussi, dans certaines conditions, des pigments de couleurs diverses : jaune, vert, bleu, violet, noir, rouge. Ces pigments, nommés *chlororaphine*, *violacéine*, etc., ont été l'objet d'études récentes de Lasseur et Girardet. Leur constitution chimique n'a pas encore été précisée. La plupart de ces pigments sont excrétés hors des cellules : ils colorent donc le milieu où vivent les Bactéries, tout en laissant ces dernières incolores. Leur étude ne rentre donc pas dans le cadre de la cytologie. Cependant, quelques-uns sont à l'état diffus dans le protoplasme de la Bactérie. Telle est la *prodigiosine*, pigment rouge du *Bacillus prodigiosus* et du *Bacillus Kiliensii*. C'est un pigment brun-rougeâtre, donnant une solution rouge dans l'alcool à 80°, et dont le spectre présente trois bandes d'absorption.

L'un des mieux connus de ces pigments est la *bactériopurpurine* que l'on trouve dans certaines Sulfobactéries (*Chromatium Okenii*, *Rabdochromatium*, *Thyocystis*, *Bacterium photometricum*, etc.). Ce pigment est diffus dans le protoplasme de la Bactérie et paraît localisé dans la partie corticale de la cellule. Il est constitué par une substance verte la *bactériochlorine*, qui n'a pas de rapport avec la chlorophylle et paraît se rapprocher des carotènes, et une matière rouge, la bactériopurpurine. Celle-ci peut être extraite à l'état pur et obtenue en cristaux. Elle est insoluble dans

l'eau et la glycérine, peu soluble dans l'alcool absolu, très soluble dans l'éther, le chloroforme et le sulfure de carbone. L'acide sulfurique pur lui donne une coloration indigo foncé comme aux carotènes, ce qui a conduit Molisch à la rapprocher de ces pigments. Molisch a distingué deux variétés de bactériopurpurines : la variété *a*, extraite du *Rhodobacillus palustris*, et la variété *b*, extraite d'une espèce du genre *Rhodospirillum* ; ces deux pigments se distinguent par la situation des bandes d'absorption de leur spectre. R. Lévy, Teissier et Wurmser ont étudié le pigment du *Chromatium Okenii* et l'ont identifié à la bactériopurpurine *a*. Ces savants ont établi que ce pigment résulte, en réalité, d'une combinaison protéique d'un carotinoïde. Cette combinaison, que l'on peut extraire après broyage dans l'eau salée, est un carotinoïde-globuline.

Engelmann, en mélangeant, dans une même préparation, le *Chromatium Okenii* et le *Bacterium termo* et en projetant, sur la préparation, un microspectre, a obtenu un groupement du *Bacillus termo* au niveau des trois bandes d'adsorption et admis que ce pigment aurait le même rôle que la chlorophylle : il permettrait aux Bactéries qui le renferment d'absorber l'anhydride carbonique de l'air. Mais Molisch n'a pu confirmer ce fait : d'après lui, les Bactéries qui possèdent de la bactériopurpurine ne peuvent se développer que dans des milieux contenant des matières organiques. Il semble cependant résulter des recherches récentes de van Niel et Muller que les Bactéries renfermant de la bactériopurpurine seraient photosynthétiques.

CHAPITRE XIII

LA MULTIPLICATION DES CELLULES

On envisagera dans ce chapitre les faits qui concernent la multiplication *végétative*, c'est-à-dire indépendante de tout processus sexuel, des cellules. Toutes les cellules ne se multiplient pas de la même manière : on décrira donc, d'abord, les divers types de multiplication cellulaire ; puis on indiquera ce que l'on sait du déterminisme de ces phénomènes.

LES DIVERS MODES DE MULTIPLICATION CELLULAIRE

On peut distinguer trois modes principaux de multiplication cellulaire : la *cytodiérèse*, le *bourgeonnement*, enfin la formation, *de novo*, de cellules au sein d'une masse protoplasmique non cloisonnée, c'est-à-dire la *formation libre* de cellules. Le plan de ce chapitre sera conforme à cette distinction classique qui, cependant, n'est pas la seule possible, ni même, sans doute, la plus approfondie. On aurait pu, en effet, avec CHATTON, envisager les divers modes de multiplication cellulaire par rapport à la notion d'énergide ; ce savant distingue ainsi : la *monotomie*, bipartition normale d'un élément monoénergide ; la *palintomie* (παλιν = de nouveau ; préfixe exprimant la *répétition*), processus dans lequel un élément uninucléé (mais *synénergide*, c'est-à-dire dont l'unique noyau aurait la valeur de plusieurs noyaux confondus ; cette notion est particulièrement claire chez certains Protistes parasites hypertrophiques, tels que *Sporomonas infusorium*, étudié par CHATTON et LWOFF) subit plusieurs divisions immédiatement successives, à la suite desquelles il se trouve segmenté en un nombre déterminé d'éléments monoénergides plus petits ; enfin, la *syntomie*, pulvérisation d'une masse protoplasmique plurinucléée, donc polyénergide.

LA CYTODIÉRÈSE

La *cytodiérèse* (κυτος = cellule ; διαιρεσις = division, CARNOY, 1885) (1) est le mode le plus général de multiplication cellulaire ; c'est par cytodié-

1. On emploie très fréquemment le terme, synonyme, de *cytocinèse* (WHITMAN, 1891).

rèse, en effet, que se multiplient les cellules chez un grand nombre de Champignons,chez la plupart des Algues, enfin dans l'appareil végétatif de tous les Végétaux supérieurs. La cytodiérèse est caractérisée, dans tous les cas, par la division d'une *cellule primitive*, au moyen de la formation d'une cloison, en *deux cellules-filles* ; c'est donc, avant tout, un *processus de cloisonnement*. Ce cloisonnement peut, d'ailleurs,être effectué suivant des mécanismes très divers, ce qui conduit à distinguer et à étudier séparément trois grandes modalités de cytodiérèse : la cloison peut apparaître,en effet, soit sous forme d'un *diaphragme*, soit sous forme d'une *membrane continue*, soit, enfin, sous forme d'une plaque granuleuse, dite *plaque cellulaire*, incluse dans le fuseau caryocinétique.

La cloison apparaît sous forme de diaphragme.

Dès 1835, von Mohl et son élève Winter ont correctement décrit la bipartition des articles chez *Cladophora glomerata* ; de nombreux auteurs (Strasburger 1880 ; Berthold, 1886 ; Mottier, 1899 ; Oltmanns, 1904 ; Brand, 1908) ont ensuite précisé l'allure du phénomène. Une matière mucilagineuse se dispose, en anneau, contre la face interne de la paroi cellulaire, puis se soude à celle-ci ; le bourrelet ainsi formé s'accroît régulièrement, devient un diaphragme dont l'ouverture, diminuant graduellement, finit par être obturée ; la nouvelle cloison est formée. C'est le dépôt de matière mucilagineuse qui détermine la position de la future paroi ; si, par centrifugation, on déplace, comme l'a fait Mottier, cette matière, on détermine, par là même, un déplacement correspondant de la future cloison.

Chez *Sphaeroplea* (Heinricher, 1883), *Griffithsia Bornetiana* (Lewis, 1909) et *G. corallina* (Kylin, 1916), Algues également formées d'articles, le cloisonnement s'effectue suivant des processus analogues. Chez *Griffithsia*, chaque article est divisé en deux parties très inégales : une accumulation de protoplasma se produit à l'extrémité, ou dans un diverticule latéral, de l'article primitif ; le diaphragme apparaît à ce niveau et s'accroît peu à peu, séparant ainsi un grand article, correspondant presque tout entier à l'article primitif, et un petit article à protoplasma dense, destiné à s'accroître ; l'ouverture de ce diaphragme n'est jamais complètement obturée ; lorsqu'elle est devenue relativement très petite, les protoplasmes des deux cellules nouvelles se séparent à ce niveau, par une surface de clivage, mais restent en contact; l'orifice du diaphragme subsiste ainsi, entourant le volumineux plasmodesme complexe décrit plus haut (Cf.p. 383, fig. 206, *b*, *c*).

Il importe, enfin, de remarquer que, chez toutes ces Algues formées d'articles, *le cloisonnement est indépendant de la division nucléaire* ; comme l'ont remarqué Berthold, puis Strasburger, chez *Cladophora*, les noyaux se divisent à des périodes très distinctes de celle du cloisonnement.

Mais le cloisonnement par formation d'un diaphragme est encore la règle chez de nombreuses Algues à structure cellulaire. Il en est ainsi chez les Conjuguées (*Spirogyra*, Strasburger, 1880 ; Desmidiacées : *Closterium*,

Lutman, 1911 ; *Hyalotheca*, Miss Acton, 1916 ; *Netrium*, *Cylindrocystis*, *Cosmarium*, *Micrasterias*, etc..., Carter, 1920) et chez de nombreuses Diatomées (*Surirella*, *Nitzchia*, *Pleurosigma*, etc..., Lauterborn, 1896). L'ébauche de cloison apparaît sous forme d'un diaphragme (fig. 300) qui ne cesse de s'accroître vers l'intérieur, sectionnant ainsi la couche cytoplasmique périphérique et les chloroplastes rubanés qu'elle contient ; puis la vacuole est, à son tour, sectionnée, et l'ouverture du diaphragme finit par s'obturer : la cellule primitive est subdivisée. Mais un rapport évident existe ici entre la caryocinèse et la cytodiérèse ; celle-ci débute toujours, en effet, tandis que celle-là commence (à la métaphase chez *Spirogyra nitida* ; *dès le début de la prophase* chez *Sp. majuscula*) et la nouvelle cloison s'achève à égale distance entre les noyaux-fils, c'est-à-dire, dans les cas normaux, à égale distance des extrémités de la cellule primitive ; mais si le noyau a été, avant son entrée en division, déplacé, par centrifugation, vers une des extrémités de la cellule, la cloison apparaît, au niveau de l'équateur de la figure caryocinétique, dans cette région terminale. Aucun lien visible n'existe, d'ailleurs, entre le noyau ou l'un quelconque des constituants nucléaires, et la cloison en voie de formation ; morphologiquement, l'indépendance est complète entre ces éléments. Au reste, lorsque la genèse de la nouvelle paroi a été amorcée sous l'influence émanée du noyau, rien n'arrête plus son achèvement, même pas les perturbations nucléaires les plus graves ; c'est ainsi que l'on peut inhiber la mitose, par le froid ou les anesthésiques, sans troubler la formation de la cloison, et obtenir, par cet artifice, des cellules sans noyau (Cf. p. 245).

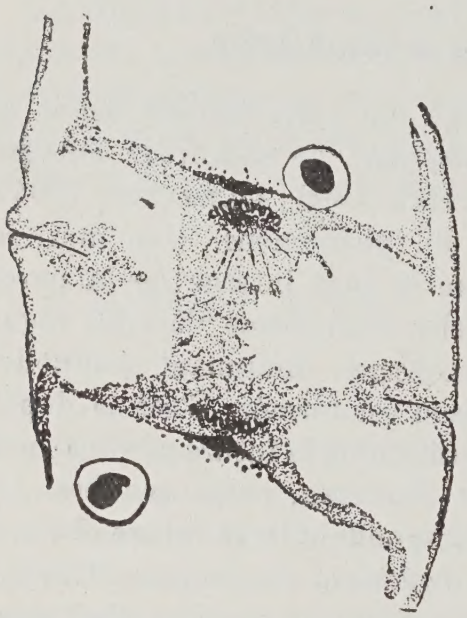


Fig. 300. — Début de la cytodiérèse chez *Closterium* ; la nouvelle membrane est ébauchée sous forme d'un diaphragme situé dans le plan équatorial du fuseau mitotique ; on aperçoit les deux noyaux-fils en voie de constitution et deux pyrénoïdes (d'après Lutman, 1911).

D'observations diverses relatées par de nombreux auteurs, il semble que ce mode de division soit assez fréquent chez les Thallophytes. C'est ainsi que paraît être cloisonné, d'après E. W. Olive, le thalle de *Basidiobolus Ranarum*, et ce processus est encore vraisemblablement la règle chez de nombreux autres Champignons. Chez les Cyanophycées, la cloison apparaît aussi, d'après les observations de Guilliermond, sous forme de diaphragme ; or, on sait (cf. p. 202) que, chez ces Algues, les divisions nucléaires se succèdent sans repos ; corrélativement, les processus de cloisonnement ne cessent pas ; la paroi séparant deux nouvelles cellules n'est pas encore achevée que, déjà, dans chacune de celles-ci, apparaît un diaphragme, ébauche de la future cloison qui les divisera. Enfin, le même mode

de division a été signalé chez des Bactéries. Dans ces divers objets, l'influence du noyau est plus ou moins manifeste ; elle est très évidente dans certains cas : chez les Cyanophycées, par exemple, où le rythme des cloisonnements est le même que celui des mitoses ; par contre, cette influence est très réduite, ou même paraît être nulle, dans les thalles formés d'articles. Chez *Coprinus fimetarius*, dont les parois apparaissent peut être suivant ce processus, Mlle Bensaude a observé les deux cas opposés : tantôt, en effet, la cloison se forme immédiatement après la mitose ; tantôt elle naît très longtemps après l'achèvement de celle-ci (« cloisons tardives »).

La cloison apparaît sous forme d'une membrane continue.

Chez de nombreuses Algues brunes, et notamment chez *Sphacelaria* (Strasburger, 1880), *Stypocaulon* (Swingle, 1897) et *Dictyota* (Mottier, 1900), la nouvelle cloison naît de la manière suivante : après la disparition du fuseau de la précédente caryocinèse, une lame de cytoplasma plus dense, c'est-à-dire plus finement spumeux que celui des autres parties de la cellule, apparaît sensiblement à égale distance, des noyaux-fils. Puis de très petits grains colorables deviennent distincts sur les parois de certaines des alvéoles de ce cytoplasme différencié ; ces grains confluent rapidement en une lame d'abord très fine, mais qui ne tarde pas à s'épaissir et devient ainsi une nouvelle cloison.

Chez les *Oedogonium* (Strasburger, 1880 ; van Wisselingh, 1908), chaque nouvelle paroi naît suivant une modalité un peu différente du même processus : elle apparaît, sans que se soit produite aucune accumulation cytoplasmique, sous forme d'une lame très fine paraissant sectionner à la fois la grande vacuole et l'enveloppe de cytoplasma qui l'entoure.

Dans ce type de cloisonnement, les rapports entre la caryocinèse et l'apparition de la nouvelle paroi sont constamment évidents ; mais aucun lien morphologique n'existe encore entre la figure caryocinétique et l'ébauche de cloison.

La cloison apparaît sous forme de plaque cellulaire.

C'est par ce processus, plus compliqué, en apparence, que les précédents, que se forment régulièrement les cloisons dans l'appareil végétatif des Ptéridophytes, des Phanérogames, sans doute aussi des Bryophytes et, peut-être même, de quelques Thallophytes. D'une manière générale, ce mode de division présente les caractères suivants. Le noyau de la cellule primitive se divise par caryocinèse. A la télophase, les noyaux-fils, en voie d'organisation, se rapprochent, comme s'ils étaient attirés l'un vers l'autre par le fuseau qui, à ce moment, se contracte et revient sur son plan équatorial dont le diamètre grandit considérablement (1) ; l'équateur du fuseau tend

1. Chodat, qui a consacré d'importantes études à ce phénomène, soutient que le fuseau perd alors de l'eau au profit des vacuoles, cet équilibre entre l'hydration du fuseau et celle des vacuoles jouant un rôle essentiel dans les mécanismes de ces pro-

ainsi à toucher, sur toute sa ligne, la paroi de la cellule primitive (fig. 301). En même temps qu'a lieu cet aplatissement du fuseau, des modifications se produisent dans sa masse : Strasburger admettait que, sur toute l'étendue de son plan équatorial, des granulations apparaissent qui, d'abord très rapprochées, finissent par entrer en contact et constituent ainsi une lame : la *plaque cellulaire* ; telle paraît être aussi la conclusion de Becker qui, ayant étudié (1932), *in vivo*, la formation de la plaque cellulaire, aurait constaté que celle-ci apparaît, de profil, sous forme d'une file de granules *colorables vitalement*, bientôt confondus en une ligne continue, également avide de colorant vitaux. Cependant, les recherches de Robyns (1926 et 1929) et de Martens (1927 et 1929), basées sur l'utilisation de fixateurs variés et l'observation *in vivo*, tendraient à montrer que l'aspect granuleux présenté d'abord par la plaque cellulaire serait artificiel ; ces granulations, dont chacune paraît située sur une « fibre » fusoriale, seraient provoquées,

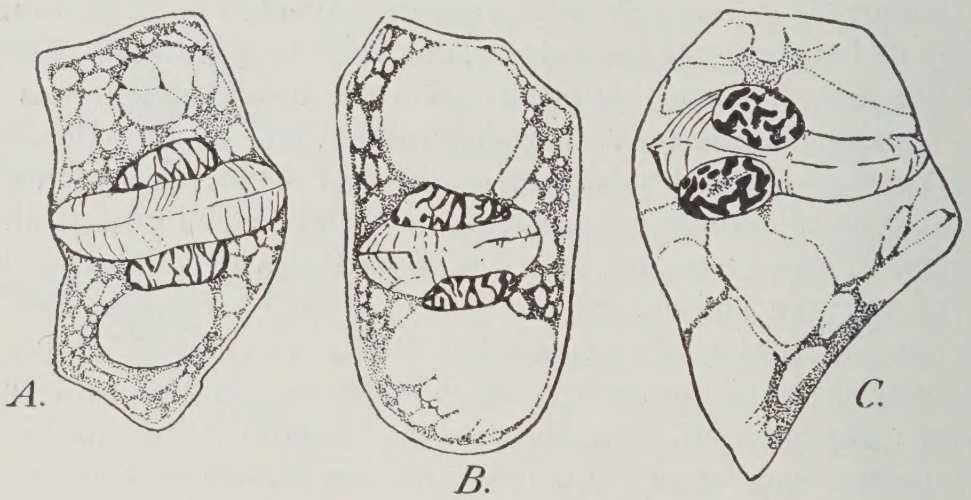


Fig. 301. — Cytodiérèse avec phragmoplaste. — A et B, deux aspects du phénomène chez *Ginkgo biloba* (nucelle) ; C, chez *Tulipa sylvestris* (d'après Chodat, 1925).

comme le sont ces fibres elles-mêmes, par l'action coagulante des fixateurs à base d'acide acétique, exclusivement employés autrefois ; sur le vivant, ou dans les coupes d'objets fixés par des liquides sans acide acétique, la plaque cellulaire apparaît d'emblée comme une lamelle continue, de même que le fuseau apparaît, dans les mêmes conditions, comme entièrement homogène. Cette lamelle, d'abord ébauchée dans la profondeur du fuseau, s'accroît jusqu'à la périphérie de celui-ci, tout en restant strictement dans le plan équatorial. Et quand, par suite de son aplatissement, le fuseau élargi se trouve, sur tout son pourtour équatorial, limité par l'ancienne cloison, la plaque cellulaire se trouve, elle aussi, par son bord, en contact avec cette cloison à laquelle elle se soude bientôt (fig. 301, A). Tous les anciens auteurs (Mottier, 1897; Strasburger, 1898; Timberlake, 1900; Allen, 1901) admettaient que la plaque cellulaire subit alors un clivage suivant son plan, la nouvelle cloison se formant entre les plaques-filles ainsi séparées ; or, cet

cessus de cytodiérèse ; mais cette conception, basée sur l'aspect plus ou moins vacuolaire présenté par le cytoplasma dans des coupes colorées d'objets fixés, à l'exclusion, semble-t-il, de toute observation vitale, ne saurait être considérée comme suffisamment démontrée.

aspect, lui aussi, serait, d'après Robyns (1926), artificiellement provoqué par les fixateurs acétiques et la plaque cellulaire deviendrait directement la nouvelle cloison. Quoi qu'il en soit, le fuseau disparaît dès que la plaque cellulaire est formée et les noyaux, ainsi libérés, vont occuper, enfin, leur place définitive dans les nouvelles cellules. On donne, depuis Errera, le nom de *phragmoplaste* au fuseau en voie d'élaborer la plaque cellulaire.

La cytodiérèse avec phragmoplaste présente des caractères particulièrement remarquables, comme l'a montré I. W. Bailey, dans les cellules cambiales de *Pinus Strobus*. Dans les arbres âgés (de 60 ans environ), ces cellules sont extrêmement allongées (leur longueur peut atteindre 10.000 μ, c'est-à-dire un centimètre, leur largeur n'excédant pas 50 μ) et renferment un seul noyau, relativement très petit (de l'ordre de 100 μ de longueur) ; leur division a lieu, parfois, dans le sens transversal, mais, parfois aussi, dans le sens longitudinal : c'est-à-dire que la nouvelle membrane devra mesurer de 8.000 à 10.000 μ de longueur. Dans ce cas, l'axe de la figure mitotique est perpendiculaire au grand axe de la cellule (fig. 302, A) ; puis, quand les deux noyaux-fils sont en voie d'organisation, la plaque cellulaire apparaît, comme d'ordinaire, à l'équateur du fuseau (fig. 302, B) ; ce dernier s'aplatit et vient ainsi insérer la nouvelle membrane sur deux génératrices opposées du long cylindre qu'est la paroi de la cellule primitive (fig. 302, E. F.) ; les extrémités de ce cylindre, extrémités que devra toucher la nouvelle membrane pour que la division cellulaire soit complète, sont, à ce moment, l'une et l'autre, distantes de 4.000 à 5.000 μ. On voit alors le fuseau s'étendre graduellement vers chacune de ces lointaines extrémités ; à mesure qu'il s'étend, sa partie médiane s'estompe (fig. 302, C), puis disparaît : dans cette région subsiste seule la nouvelle membrane, définitivement constituée et attachée aux génératrices de la paroi ; les deux bords du fuseau, par contre, se maintiennent sous forme de deux bourrelets fibrillaires cheminant lentement vers les extrémités de la cellule et élaborant, à leur équateur, la nouvelle membrane (fig. 302, D) ; celle-ci s'étend ainsi, peu à peu, précédée par les bourrelets phragmoplastiques (fig. 302, G. H.), jusqu'à ce que soient atteints les sommets de la cellule primitive. Ce curieux type de cytodiérèse n'est pas spécial au *Pinus Strobus*, ni même aux Conifères ; Bailey l'a observé, en effet, dans les cellules cambiales de plusieurs Angiospermes et des processus du même ordre interviennent, d'une manière générale, dans toute cellule trop grande pour que l'équateur du fuseau puisse, par le seul aplatissement de celui-ci, venir au contact de la cloison primitive.

Dans ce mode de cytodiérèse, les rapports entre la caryocinèse et la formation de la nouvelle cloison sont évidents et très étroits ; ici, en effet, un rapport morphologiquement exprimé existe constamment entre la figure caryocinétique et l'ébauche de paroi. C'est pourquoi la caryocinèse et la cytodiérèse avec plaque cellulaire sont souvent décrits simultanément, comme étant parties d'un seul et même phénomène. Il ne faut cependant pas méconnaître que, dans certains cas, et surtout dans ceux décrits par Bailey, les processus de cytodiérèse se poursuivent alors que la caryocinèse est depuis longtemps achevée.

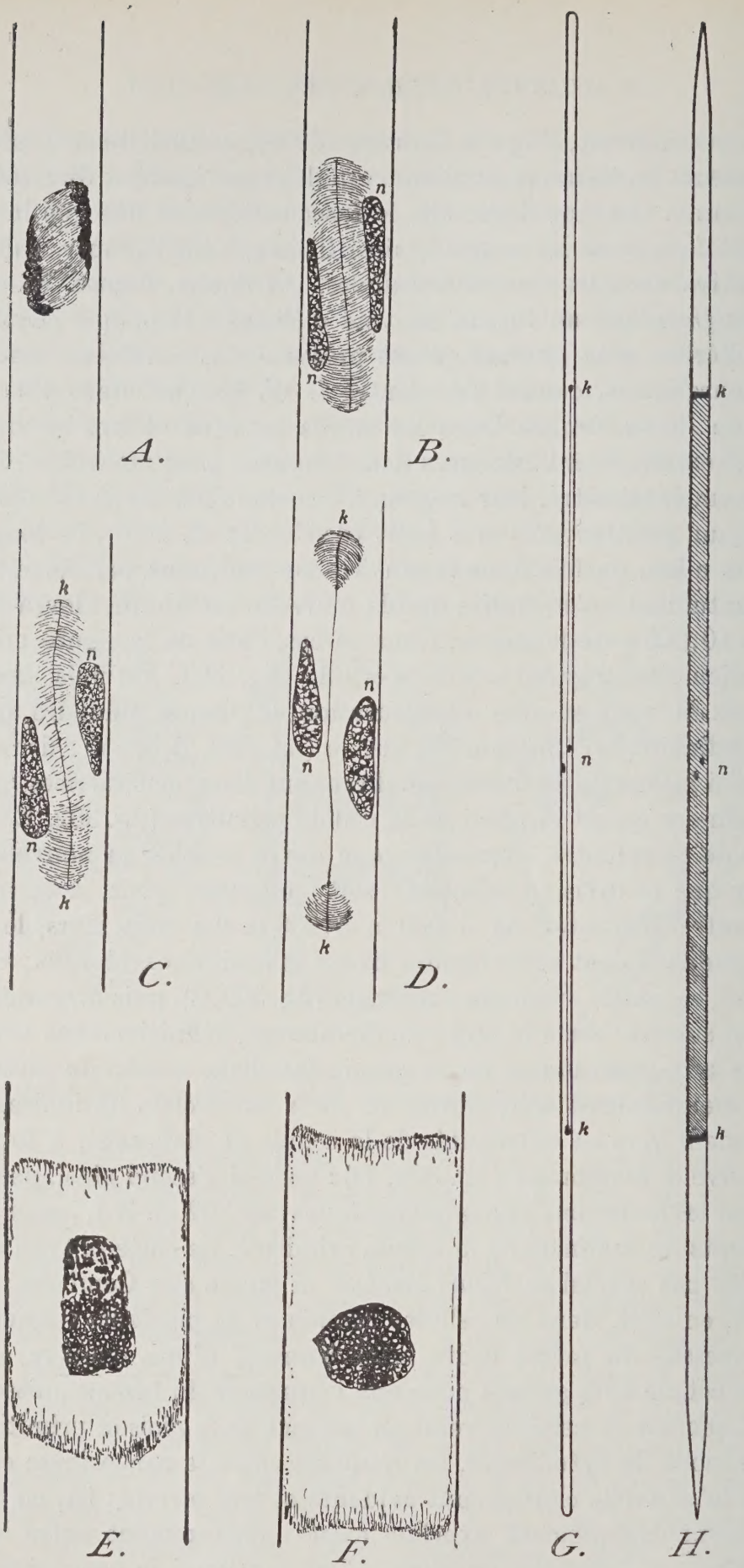


FIG. 302. — Cytodiérèse des cellules cambiales des *Pinus Strobus*. — A à D, coupes tangentielles, offrant des vues *de profil* de la mitose et du phragmoplaste. — A, télophase ; B, apparition de la plaque cellulaire ; C, le pragmoplaste s'étend et sa partie médiane s'efface : D, les bourrelets phragmoplastiques, désormais séparés, montent vers les sommets de la cellule. — E et F, coupes radiales, c'est-à-dire dans un plan *perpendiculaire* à celui des coupes précédentes, offrant, par conséquent, des vues *de face* de la plaque cellulaire et des bourrelets phragmoplastiques ; E, stade légèrement postérieur au stade C ; F, stade correspondant à D. — G et H, vues d'ensemble d'une cellule cambiale quand les bourrelets phragmoplastiques approchent des sommets ; G, coupe tangentielle ; H, coupe radiale. — *n* : noyaux ; *k* : bourrelets phragmoplastiques (d'après I. W. BAILEY, 1925).

LE BOURGEONNEMENT

Le *bourgeonnement*, encore appelé *gemmation*, est un processus de multiplication cellulaire relativement peu répandu ; on ne l'observe guère, en effet, que chez quelques Infusoires (*Spirochona* et *Podophrya*, par exemple, objets de recherches classiques de R. Hertwig, 1875 et 1877) et chez d'assez nombreux Champignons : chez les Levures de la famille de Saccharomycétacées, d'abord, dont c'est le mode normal de multiplication ; chez les Ustilaginales, à certains stades de leur développement ; chez les Mucorinées, végétant dans des conditions spéciales, et beaucoup d'autres Champignons. Partout, ce processus présente sensiblement les mêmes caractères que chez les Saccharomycétacées, où il a été particulièrement bien étudié ; il suffira donc de décrire, à titre d'exemple typique, ce que l'on observe chez ces Champignons.

La cellule des Saccharomycétacées, globuleuse ou ovoïde, apparaît, lorsqu'elle va former un bourgeon comme pourvue, en un point quelconque de sa surface, d'une légère saillie ; celle-ci s'accuse de plus en plus, puis se renfle, tout en restant attachée à la cellule-mère ; le renflement s'accentue et, bientôt, le bourgeon se présente comme un élément de forme semblable à celle de la cellule-mère, mais beaucoup plus petit, et relié à celle-ci par un très court et fin pédoncule. Le noyau de la cellule-mère émet alors, à son tour, un bourgeon qui, en s'allongeant, ne tarde pas à devenir un appendice filamenteux plus ou moins ténu ; celui-ci s'introduit alors dans le pédoncule reliant la cellule à son bourgeon, puis dans ce dernier ; l'ensemble de la figure nucléaire, qui paraît correspondre à une amitose, est figuré ci-dessus fig. 303). Enfin, la partie effilée du noyau se détache et prend aussitôt, à l'intérieur du bourgeon, la forme sphérique ; le fragment nucléaire resté dans la cellule primitive devient également sphérique ; puis le pédoncule se rompt, séparant les deux cellules-filles de dimensions encore inégales ; enfin, le bourgeon, isolé, achève sa croissance.

Fig. 303. — *Saccharomyces cerevisiæ* : cellules au repos (à gauche) et en bourgeonnement (d'après Guilliermond, 1902).

Ce bourgeonnement, si constant chez les Levures ou dans certaines formes évolutives d'Ustilaginales ou de Mucorinées, et représentant alors le seul mode de multiplication végétative, est caractéristique de certains organes reproducteurs spécialisés de très nombreux Champignons. Les *conidiophores* des Ascomycètes et des Basidiomycètes sont des appareils plus ou moins différenciés, c'est-à-dire de forme plus ou moins définie, dont les cellules produisent, par bourgeonnement, des *spores externes* ou *conidies* ; parmi les Ascomycètes inférieurs du genre *Endomyces*, on rencontre des espèces qui se multiplient par un ensemble de cellules bourgeonnantes (conidies-

levures) ; or, suivant une hypothèse extrêmement vraisemblable, formulée par GUILLIERMOND, les Saccharomycétacées dériveraient de tels *Endomyces*, dont l'appareil conidien serait devenu graduellement prépondérant, au point de constituer, à lui seul, tout le thalle.

Les basidiospores des Basidiomycètes — c'est-à-dire leurs tétraspores (cf. p. 828) naissent sur le baside par un processus que l'on peut considérer comme un mode particulièrement complexe de bourgeonnement (cf. p. 684). Enfin, il semble que, chez certaines Rhodophycées, les carpospores soient formées par bourgeonnement.

LA « FORMATION LIBRE » DES CELLULES

Le phénomène appelé, par STRASBURGER, *formation libre des cellules*, (« freie Zellbildung ») et, par CHATTON, *syntomie*, consiste essentiellement en l'individualisation de cellules au sein d'une masse protoplasmique polyénergide, dans laquelle les noyaux s'étaient préalablement multipliés sans que fussent apparues entre eux des cloisons. Il s'agit là de processus très particuliers, assez mal connus encore, et strictement limités, semble-t-il, chez les plantes qui les présentent, à certaines phases du développement : soit aux tout premiers stades de la transformation de l'œuf en embryon (ou des tétraspores en prothalle), soit au moment de la séparation des tétraspores à l'intérieur de leurs cellules-mères ; l'existence de phénomènes de syntomie chez les Protistes sera indiquée dans un autre chapitre (Cf. p. 1009).

Les processus de « formation libre » aux premiers stades de l'embryogenèse.

1. — Des processus de « formation libre » existent *aux premiers stades du développement de l'albumen de nombreuses Angiospermes* ; ils y furent aperçus, en 1838, par SCHLEIDEN et, mal interprétés par ce savant, ils le conduisirent à formuler sa théorie de la naissance *de novo* des noyaux (cytoblastes) au sein du « cytoblastème », chacun de ceux-ci devenant ensuite le centre de formation d'une cellule (Cf. p. 4). Or, si l'on ne tarda pas à reconnaître que cette théorie est, dans la plupart des cas, inexacte, on crut devoir la conserver pour expliquer les premiers stades du développement de ces albumens ; et, en 1879 seulement, STRASBURGER, en décrivant correctement, pour la première fois, l'histoire de ceux-ci, prouva que, même dans ces sortes d'objets, les noyaux ne naissent jamais spontanément. Voici la réalité des faits, telle qu'elle ressort des recherches classiques de STRASBURGER. L'œuf accessoire de la plupart des Angiospermes (1) de-

1. L'œuf accessoire de certaines Angiospermes appartenant aux familles des Labiées, Scrofulariacées, Campanulacées, Plombaginacées, celui des *Monotropa*, se développe en albumen d'une manière banale : les divisions nucléaires y sont immédiatement, comme dans tous les autres tissus, suivies de cloisonnement. Entre les albumens de ce type et ceux qui vont être décrits, existent de nombreux intermédiaires qu'il n'est pas possible d'étudier ici. On trouvera dans le Traité de SCHÜRHOFF (1926) un exposé complet de cette intéressante question.

vient, en se développant, une volumineuse vésicule, dont la paroi est constituée par une mince couche cytoplasmique. En même temps, les noyaux dérivés de celui de l'œuf accessoire se multiplient ; dans la couche périphérique de cytoplasme, on peut ainsi apercevoir de très nombreuses figures de caryocinèse, dont il est intéressant de noter qu'elles sont réparties en groupes caractérisés par un même stade de division, les prophases, par exemple, comme dans la figure ci-contre (fig. 304), étant visibles au voisinage d'un des pôles de la vésicule protoplasmique, et les stades suivants se succédant régulièrement jusqu'au pôle opposé, occupé par des télophases ; JUNGERS, auquel on doit une étude de ces phénomènes chez *Iris Pseudacorus* (1931), tend, avec raison semble-t-il, à admettre que l'un de ces pôles, correspondant à l'extrémité du sac embryonnaire où s'était divisé, pour la première fois, le noyau de l'œuf accessoire, est resté *en avance*, au point de vue des caryocinèses, par rapport à l'autre. Quoi qu'il en soit, les processus de cloisonnement ne débutent qu'après achèvement de toutes les séries mitotiques et retour des noyaux à l'état quiescent ; on observe alors les phénomènes suivants, décrits, dès 1879, par STRASBURGER et analysés de très près par JUNGERS. Les fuseaux ayant fonctionné au cours de la dernière série de caryocinèses ne tardent pas à s'effacer au voisinage des noyaux-fils; en leur région équatoriale, par contre, ils s'élargissent (fig. 305) ; ils se comportent alors, dans une certaine mesure, comme, tout au début de leur évolution, les fuseaux des cellules cambiales étudiées par BAILEY. A ce moment, apparaissent de nouveaux fuseaux, les *fuseaux secondaires* de STRASBURGER ; ceux-ci, d'abord plus grêles et plus longs que les fuseaux

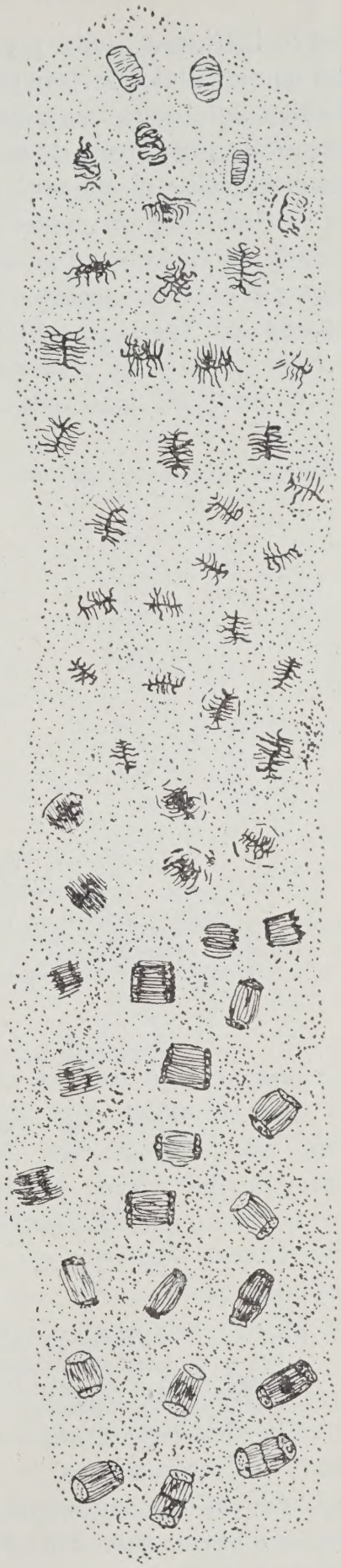


FIG. 304. — Multiplication des noyaux dans l'albumen de *Fritillaria imperialis* ; les noyaux sont en prophase à la partie supérieure de la figure, en télophase à la partie inférieure ; entre ces deux extrémités se succèdent tous les stades de la mitose (d'après STRASBURGER, 1879).

caryocinétiques, mais présentant, comme eux, un aspect fibrilleux dans les coupes d'objets fixés par des liquides acétiques, ne se forment pas au hasard : ils naissent, constamment, par couples, sur le côté des figures fusoriales primitives, de manière à réunir, à l'un et à l'autre noyau de chacune de celles-ci, un seul des deux noyaux d'une figure fusoriale voisine

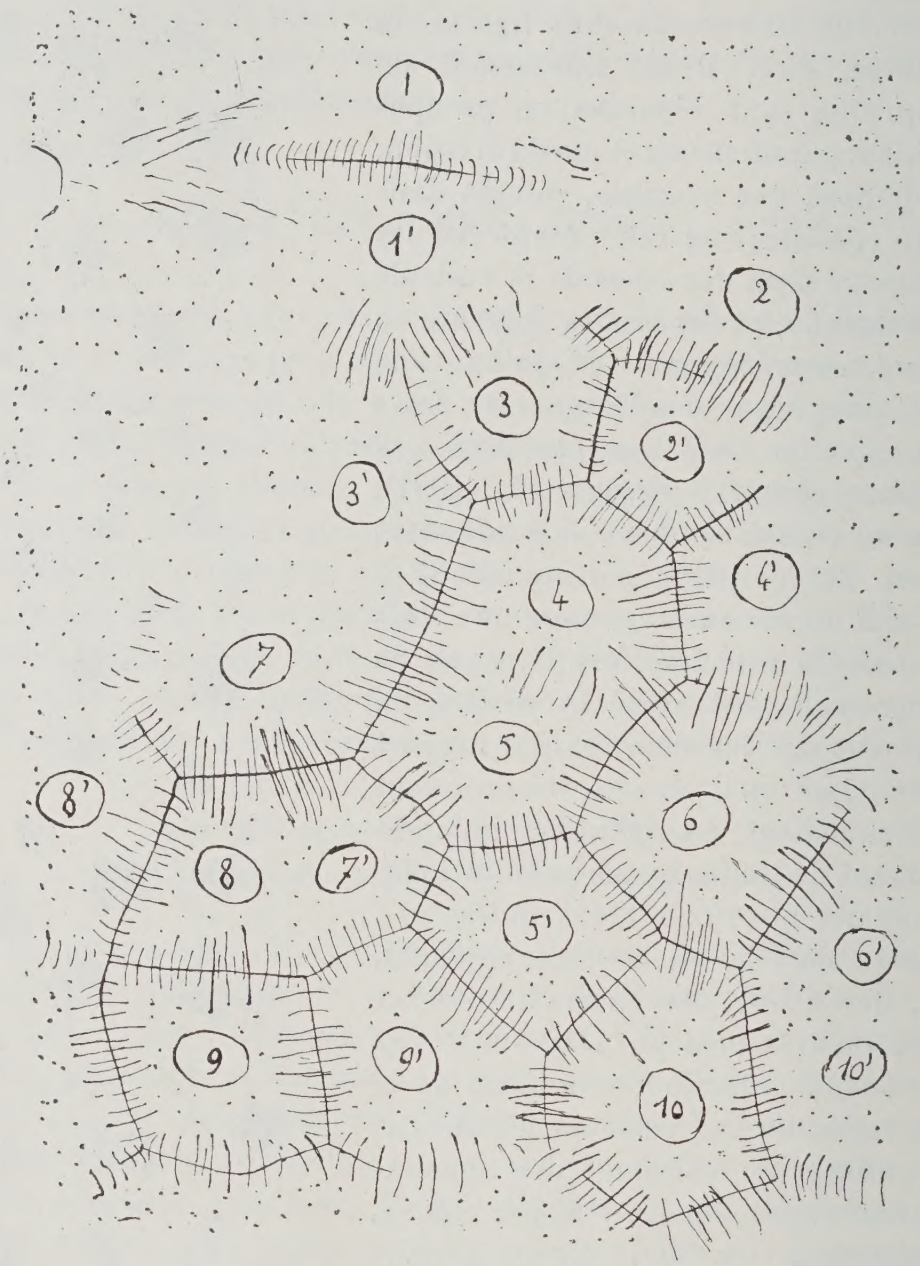


FIG. 305. — Fragment d'albumen d'*Iris Pseudacorus* pendant les processus de cloisonnement. Les noyaux-frères issus de la dernière mitose, sont indiqués par les mêmes chiffres (1 et 1', 2 et 2', etc...) ; on peut ainsi distinguer les fuseaux secondaires et les vestiges des fuseaux primitifs (d'après JUNGERS, 1931).

(fig. 306, I) ; les dispositifs triangulaires ainsi produits se combinent les uns aux autres (fig. 306, II et III), de telle sorte qu'autour de chaque noyau de l'albumen rayonne un système de fuseaux orientés entre lui et les noyaux voisins. Enfin, les fuseaux secondaires s'élargissent, se raccourcissent et finissent par devenir apparemment identiques aux fuseaux pri-

mitifs ; tous sont alors, dans leur région médiane, en contact mutuel, ou même serrés les uns contre les autres ; leurs pôles s'étant détachés des noyaux, puis s'en étant largement écartés, ces fuseaux, qui ont perdu l'aspect fusorial, délimitent désormais, dans le protoplasma de l'albumen, un système d'alvéoles polyédriques (fig. 305) donc chacun est centré par un noyau. Il est, dès lors, facile de prévoir l'achèvement du phénomène : on voit apparaître, dans le plan équatorial et dans la profondeur de chaque fuseau, une mince lamelle colorable qui s'accroît rapidement ; c'est la plaque cellulaire ; les fuseaux se touchant au niveau de leur équateur, ces plaques se réunissent mutuellement et deviennent, peu à peu, un système de cloisons transformant la masse protoplasmique auparavant indivise en un ensemble de cellules.

Pour achever de donner une idée complète de ces processus, il suffira

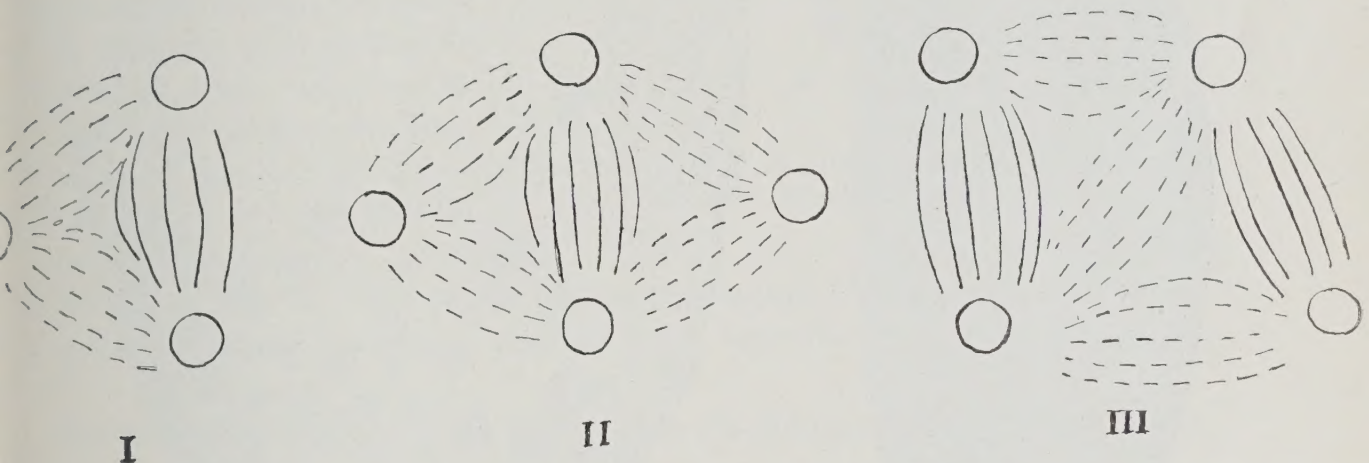


Fig. 306. — Schéma indiquant les agencements réciproques des fuseaux primaires et secondaires dans l'albumen d'*Iris Pseudacorus*. Les fuseaux primaires sont indiqués en traits continus ; les fuseaux secondaires en traits interrompus (d'après Jungers, 1931).

désormais d'indiquer qu'ils ne présentent point partout une parfaite régularité. Chez *Iris Pseudacorus*, Jungers signale que, dans certaines conditions, entre deux noyaux trop rapprochés, par exemple, un fuseau secondaire peut ne pas se former ; aucune cloison ne pourra donc apparaître en cet endroit et deux noyaux se trouveront enfermés dans un même compartiment (fig. 305). Chez certaines plantes étudiées par Strasburger, telles que *Corydalis*, *Pulmonaria*, *Galanthus*, etc... les fuseaux secondaires se forment toujours très irrégulièrement, de sorte que l'albumen est finalement cloisonné en grandes cellules multinucléées.

2. — Des phénomènes de « formation libre », analogues à ceux que l'on vient de décrire, ont été observés *aux premiers stades de l'embryogenèse de la plupart des Gymnospermes* ; chez les Pinacées et les Taxacées, toutefois, la multiplication des noyaux, sans formation de cloisons, ne va jamais très loin : chez *Agathis*, *Taxus*, *Cephatolaxus* et *Podocarpus*, où ce phénomène présente le maximum d'intensité, les parois apparaissent lorsque 32 noyaux « libres » seulement ont été formés. Chez les Cycadales et le *Ginkgo*, par contre, ces processus se déroulent avec une grande ampleur, tan-

dis que, chez les *Ephedra*, ils présentent des caractères très particuliers.

Les recherches de Warming (1877), Treub (1884), Ikeno (1898), Coulter et Chamberlain (1903), Chamberlain (1910) et 1916), Saxton (1910) sur les Cycadales, celles de Strasburger (1872) et Lyon (1904) sur *Ginkgo biloba*, ont montré que l'œuf fécondé de ces plantes grandit, les noyaux se multipliant à son intérieur, sans qu'apparaissent de cloisons ; chez *Zamia floridana* (Coulter et Chamberlain) et *Ginkgo biloba* (Lyon), on peut compter ainsi huit séries de mitoses, conduisant à la formation de 256 noyaux épars dans un cytoplasma indivis ; chez *Dioon edule*, Chamberlain (1910) a compté neuf séries mitotiques intégrales conduisant à la formation de 512 noyaux, suivies d'une dixième série, incomplète, dans laquelle tous les noyaux ne se divisent pas ; il en est sensiblement de même chez *Stangeria paradoxa* (Chamberlain, 1916) : à neuf ou dix séries mitotiques affectant tous les noyaux de l'embryon (fig. 307, A), succèdent deux ou trois séries de caryocinèses limitées à la partie inférieure de celui-ci. Les cloisons apparaissent alors suivant des processus incomparablement moins bien connus que dans les albumens ; chez *Cycas* et *Ginkgo*, le cloisonnement s'étend à l'ensemble du proembryon et ne s'efface en aucun point ; chez *Dioon* et *Stangeria* le cloisonnement s'étend aussi, tout d'abord, à l'ensemble de l'embryon ; mais, bientôt, dans toute la moitié supérieure de celui-ci, les parois ébauchées s'évanouissent sans qu'on ait précisé les divers stades ni le mécanisme de ce singulier phénomène ; seule, reste cloisonnée

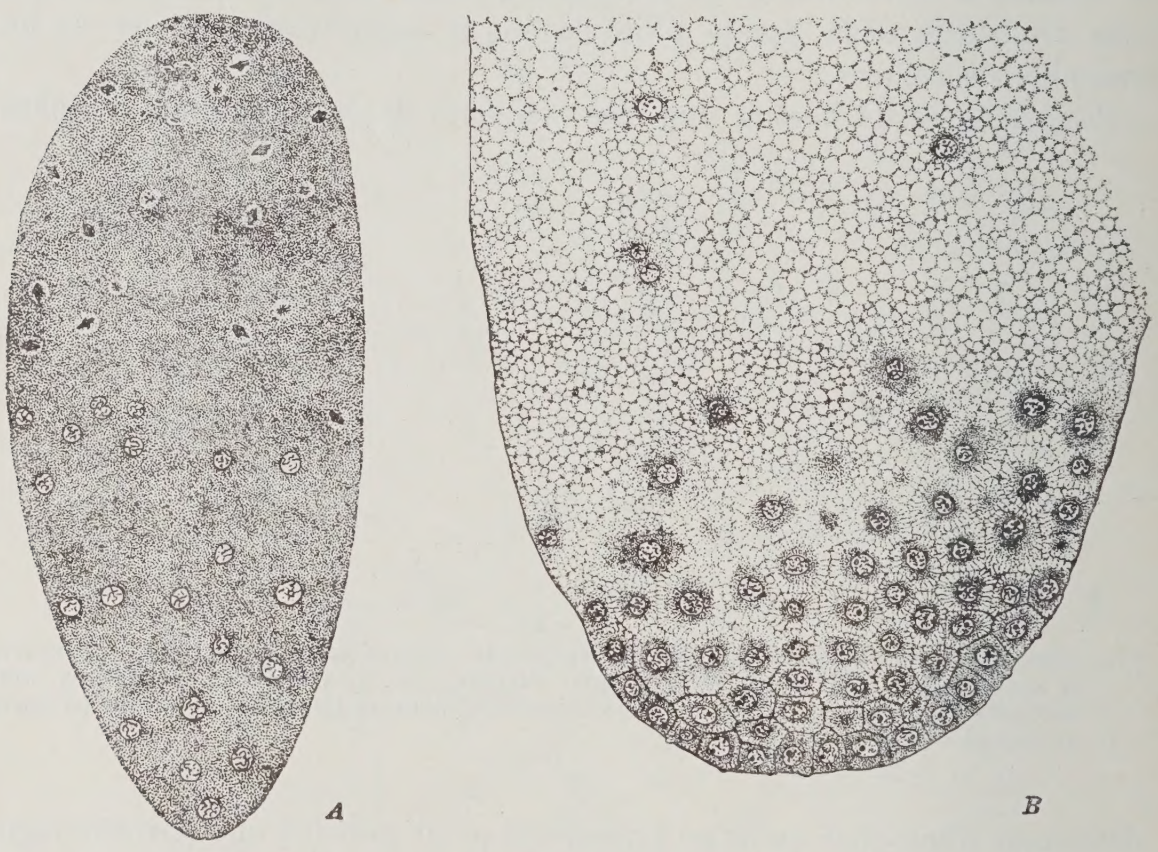


Fig. 307. — Premiers stades de l'embryogenèse chez *Stangeria paradoxa*. — A. multiplication des noyaux (stade cénocytique) ; B, cloisonnement de la partie basale du cénocyte embryonnaire (d'après Chamberlain, 1916).

la partie inférieure du proembryon (fig. 307, B), à partir de laquelle se formeront le suspenseur et l'embryon (1).

Chez les *Ephedra*, dont l'embryogenèse est surtout connue par les observations classiques de Strasburger (1872) sur *Ephedra altissima* et celles de Land (1907) sur *E. trifurca*, on observe les processus suivants. Le noyau de fusion de l'œuf fécondé donne naissance, par trois séries de mitoses, à huit noyaux libres (fig. 308, *1*) ; autour de chacun de ceux-ci apparaît, d'après Strasburger, une auréole de lignes rayonnantes au pourtour de laquelle se forme une paroi (fig. 308, *2*). Les cellules globuleuses ainsi délimitées (fig. 308, *3*), noyées dans le cytoplasma fondamental de l'œuf, peuvent donner naissance chacune à un embryon avec son suspenseur.

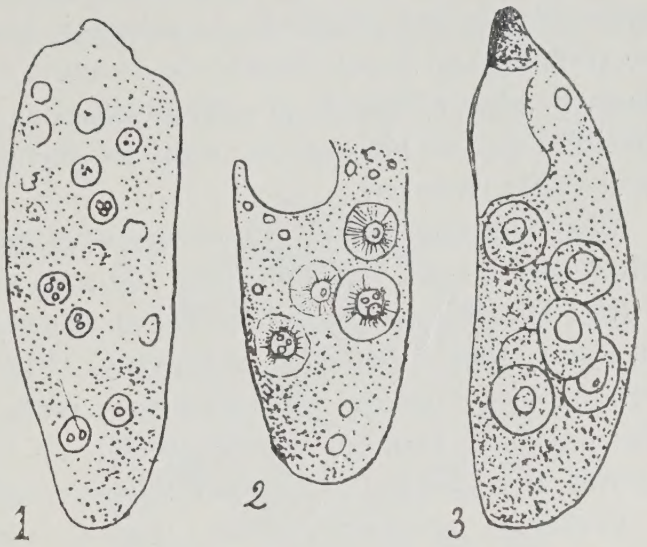


Fig. 308. — « Formation libre » de cellules dans l'œuf d'*Ephedra altissima* (d'après Strasburger, 1872).

Les processus de « formation libre » dans les cellules-mères des tétraspores.

Des phénomènes typiques de « formation libre » président à l'isolement, au sein de leurs cellules-mères, *des spores résultant de la réduction chromatique* (tétraspores), chez de nombreux Végétaux. On peut résumer cette question, encore imparfaitement connue, de la manière suivante.

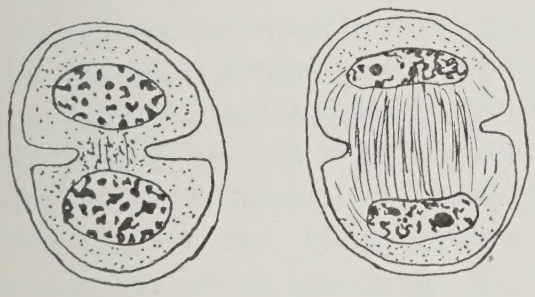


Fig. 309. — Première division de la cellule-mère pollinique chez *Magnolia Yulan* ; la mitose hétérotypique est immédiatement suivie d'un cloisonnement de la cellule (d'après Guignard, 1898).

Chez un très grand nombre de Monocotylédones, chez quelques Dicotylédones (*Ceratophyllum*, Strasburger, 1902 ; *Rafflesia*, Ernst et Schmidt, 1913 ; *Magnolia*, Guignard, 1898 ; Lauracées, Täckholm et Söderberg, 1917 ; diverses Apocynacées et Asclépiadacées, Dop, 1902 ; C. H. Farr, 1916), enfin chez *Taxus canadensis* (Dupler, 1917) et chez les Cycadales (Juranyi, 1872 ; Treub, 1884 ; Guignard, 1889),

1. Des phénomènes de « formation libre » existent encore, avec une grande ampleur au cours de la formation des prothalles femelles des Gymnospermes (cf. p. 847) ; mais les processus de cloisonnement n'ont jamais été, dans ce cas, l'objet spécial d'études précises.

le cloisonnement de *la cellule-mère des microspores ou grains de pollen*, comporte *deux temps* : entre les deux noyaux résultant de la mitose hétérotypique se forme une première cloison (fig. 309) ; dans les compartiments ainsi séparés se déroulent parallèlement les mitoses homéotypiques ; puis, entre les noyaux résultant de celles-ci, apparaissent deux nouvelles parois se prolongeant l'une l'autre de chaque côté de la première cloison, sur laquelle elles s'insèrent à angle droit. Par ces deux partages *successifs*, sont limitées quatre tétraspores, dont les noyaux sont disposés comme les sommets *d'un rectangle.*

Chez la plupart des Gymnospermes et des Dicotylédones et chez quelques Monocotylédones (Orchidacées, Guignard, 1882 ; Iridacées, Guignard, 1915 ; Dioscoréacées, Täckholm et Söderberg, 1918 ; *Asphodelus*, Strasburger, 1880 ; *Tofieldia*, Afzelius, 1918, etc...), aucune cloison n'apparaît après la mitose hétérotypique ; mais, après la mitose homéotypique, des parois se forment *simultanément*, de manière à séparer quatre microspores, dont les noyaux sont disposés comme les sommets *d'un tétraèdre.*

Certaines microspores de *Drosera rotundifolia* s'isoleraient, d'après Levine (1916), par deux bipartitions successives, certaines autres par une quadripartition simultanée.

L'isolement des mégaspores des Phanérogames comporte des processus moins variés : chez les Gymnospermes comme chez les Angiospermes, la cellule-mère, de forme allongée, subit, après la mitose hétérotypique, un cloisonnement transversal ; chacune des deux cellules superposées ainsi séparées subit, à son tour, après la division homéotypique, un cloisonnement transversal ; les tétraspores se trouvent ainsi disposées en une file longitudinale.

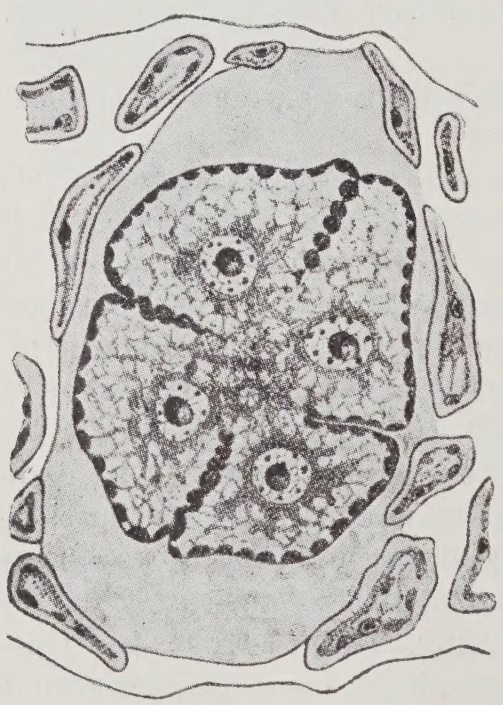


Fig. 310. — Isolement, par quadripartition simultanée, des tétraspores de *Nitophyllum punctatum* (d'après Svedelius, 1914).

Enfin, c'est par l'un ou l'autre de ces mêmes processus que s'isolent les tétraspores des Cryptogames. Parmi les Ptéridophytes, *Isoetes* et *Psilotum* présenteraient les deux bipartitions successives (Strasburger, 1880 ; Yamaha, 1920), tandis que, d'après Burlingame (1907), les spores d'*Ophioglossum reticulatum* s'isoleraient, tantôt par bipartitions successives, tantôt par quadripartition. La même diversité pourrait être, sans doute, observée aussi chez les Bryophytes. Il semble, enfin, que, chez les Rhodophycées, les spores s'isolent, le plus souvent, par quadripartition simultanée, les noyaux de celles-ci étant alors disposés, soit comme les sommets d'un rectangle (type *Nitophyllum*, fig. 310), soit comme

ceux d'un tétraèdre (type *Callithamnion*) ; chez certaines Rhodophycées, toutefois, les tétraspores sont ordonnées en files, comme les mégaspores des Phanérogames (type *Corallina*).

Il reste à préciser les mécanismes intervenant dans ces divers modes de cloisonnement et c'est dans ce domaine, surtout, que subsistent des obscurités.

Les travaux de Strasburger (1880, 1895), Mottier (1897), Miyake

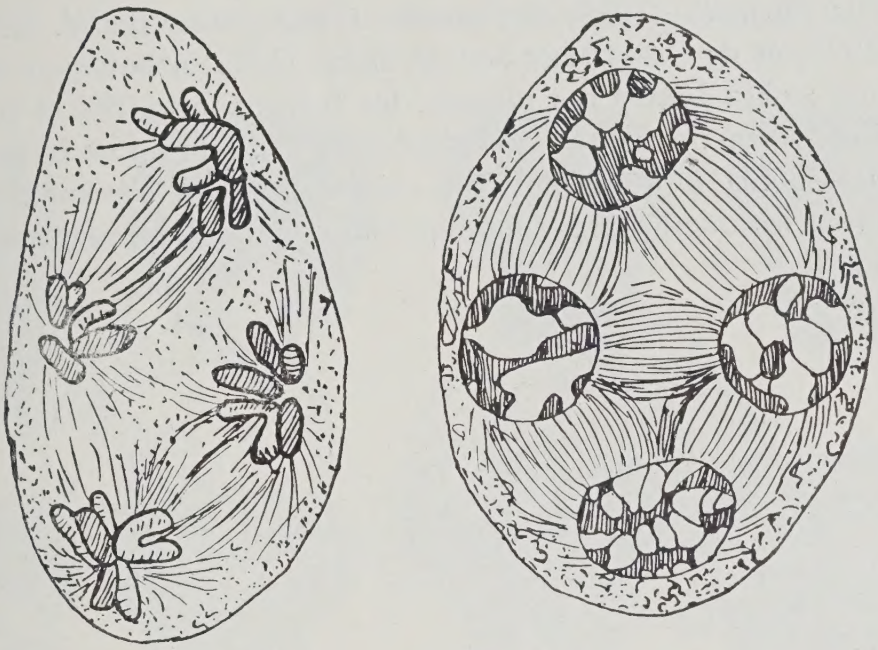


Fig. 311. — Fin des mitoses homéotypiques et début de la séparation des tétraspores dans la microsporogenèse de *Podophyllum peltatum*. Remarquer, dans la figure de droite, le système formé par les fuseaux primitifs et secondaires (d'après Mottier, 1897).

(1910), pour ne citer que les principaux, ont d'abord montré que, dans tous les cas de *microsporogenèse*, qu'il s'agisse de Gymnospermes, de Monocotylédones ou de Dicotylédones, de bipartitions successives ou de quadripartition simultanée, des fuseaux paraissant fonctionner comme phragmoplastes existent entre les noyaux-fils, dans la cellule-mère encore indivise. Dans les cas de cloisonnements successifs, ces fuseaux sont, à la première division, le fuseau de la mitose hétérotypique, aux secondes divisions, les fuseaux des mitoses homéotypiques. Dans les cas de cloisonnement simultané, des fuseaux secondaires apparaissent, à côté des fuseaux primitifs, comme dans les albumens, de manière à réunir les deux noyaux de chacune des figures fusoriales primitives à l'un des noyaux de l'autre figure (fig. 311).

Or, dès 1898, il ressortait des observations de Guignard sur le pollen de *Magnolia*, que ces fuseaux ne sont pas toujours fonctionnels, comme on aurait pu le penser ; chez les *Magnolia*, en effet, qui présentent des cloisonnements successifs, les fuseaux s'évanouissent, après chaque série mitotique, sans avoir élaboré de cloisons ; et celles-ci apparaissent *sous forme de diaphragmes* (fig. 309), comme chez les Conjuguées. Andrews confirmait

bientôt (1901) l'exactitude de ces observations et retrouvait les mêmes phénomènes chez *Liriodendron*. Puis TAHARA montrait (1914, 1915, 1921), que, chez les Chrysanthèmes, dont les cellules-mères polliniques présentent la quadripartition simultanée, le cloisonnement est effectué par un système de diaphragmes ; ceux-ci apparaissent contre la face interne de la paroi de la cellule-mère et, se fermant graduellement, finissent par subdiviser cette dernière en quatre compartiments triédriques. Enfin, les recherches de C. H. FARR sur *Nicotiana*, *Primula*, *Helianthus*, *Ambrosia* et *Tropæolum* (1916), sur *Magnolia* (1918) et *Nelumbo* (1922), celles de W. K. FARR sur *Cobæa* (1920) et de CASTETTER sur *Melilotus* (1925) achevèrent de préciser ces notions ; chez toutes ces plantes, les fuseaux primitifs et les fuseaux secondaires — ceux-ci se formant régulièrement, à la fin de la méiose dans les cellules-mères à quadripartition simultanée — s'évanouissent sans fonctionner ; les microspores sont séparées par des diaphragmes (fig. 312),

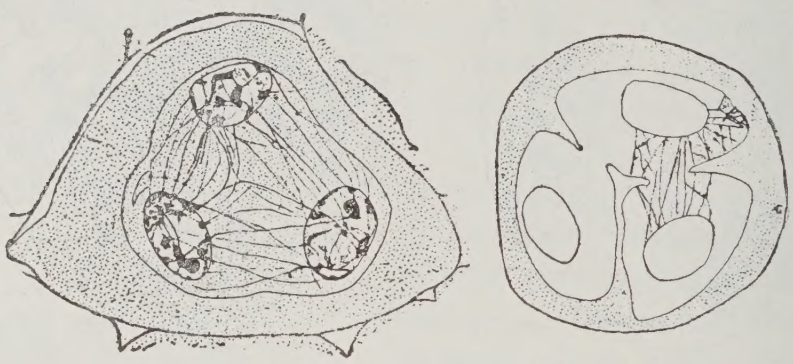


FIG. 312. — Microsporogenèse chez *Nicotiana*. — *A droite*, tétrade constituée par des noyaux que réunissent, dans un cytoplasme encore indivis, des fuseaux primitifs et secondaires ; *à gauche*, cloisonnement de la tétrade par des diaphragmes tendant à se rejoindre au centre de la figure ; les fuseaux ne sont pas fonctionnels (d'après C. H. FARR, 1916).

sauf, peut-être, chez *Melilotus*, où d'après CASTETTER, les cloisons se forment suivant des plans marqués par des cavités creusées dans le cytoplasma (fig. 313), cavités que cet auteur considère, sans raisons suffisantes, comme des vacuoles.

Dans les cellules-mères des mégaspores des Phanérogames, on n'observe pas, semble-t-il, de telles singularités ; le cloisonnement s'opère suivant la règle générale, le fuseau de chaque mitose fonctionnant, après retour des noyaux à l'état de repos, comme phragmoplaste (1).

Enfin, il est probable que les tétraspores de nombreuses Cryptogames sont séparées par la formation de diaphragmes ; c'est assurément le cas, par exemple, chez de nombreuses Rhodophycées (fig. 310).

Pour achever l'exposé des processus de « formation libre » dans les cellules-mères de tétraspores, il reste encore à envisager un cas, aussi inté-

1. Chez les plantes dont les mégaspores ne s'isolent pas (cf. p. 854) des fuseaux secondaires apparaissent souvent, s'ajoutant aux fuseaux primitifs des mitoses homéotypiques, peu après l'achèvement de celles-ci ; puis tous ces fuseaux s'évanouissent ; sans doute s'agit-il ici d'une *tentative* de cloisonnement.

ressant que spécial : celui des tétraspores des Ascomycètes ou *ascospores*. Chez les Ascomycètes supérieurs, les quatre noyaux résultant de la méiose intervenue aux premiers stades de la formation de l'asque (cf. p. 824) sont affectés chacun à une ascospore ou, dans d'autres espèces, se divisent encore chacun une fois. Puis on observe les processus suivants, découverts par HARPER (1895, 1897, 1905), dont les descriptions ont été ensuite confirmées et précisées par GUILLIERMOND (1904, 1905, 1913), par MAIRE (1905), par J. B. OVERTON (1906), par SANDS (1907), par Miss FRASER (1907) et ses élèves CHAMBERS (1907), WELSFORD (1908),

FIG. 313. — Microsporogenèse chez *Melilotus alba*. — 1, prophase hétérotypique (le protoplasme de la cellule est enveloppé d'un mucilage callosique sécrété par lui et figuré en pointillé très fin) ; 2, constitution des quatre noyaux-fils et d'un système de fuseaux primitifs et secondaires ; 3, disparition des fuseaux ; 4, apparition, sur l'emplacement des futures parois, de « vacuoles » ; 5, les « vacuoles » grandissent ; 6, 7, 8, formation des parois séparant les grains de pollen (d'après CASTETTER, 1925).

BROOKS (1909), par JOLIVETTE (1910), par FAULL (1905, 1911, 1912), etc... Les noyaux qui vont devenir le centre des ascospores sont épars dans le cytoplasme de l'asque, jusqu'alors indivis ; au contact de chacun de ces noyaux subsiste encore le centrosome, toujours muni de son aster qui, pendant la précédente caryocinèse, occupait le pôle fusorial correspondant. On voit alors chaque centrosome s'éloigner quelque peu, entraînant avec lui le point de la surface nucléaire avec lequel il se trouve en contact ; puis les lignes de l'aster s'incurvent de manière à constituer une figure en forme de parasol recouvrant le noyau ; enfin, la paroi de l'ascospore se constitue sur toute la surface du parasol astérien, puis dans le prolongement de celui-ci, de façon à envelopper complètement le noyau (fig. 314).

Or, il est intéressant de constater que ce rôle du centrosome dans l'in-

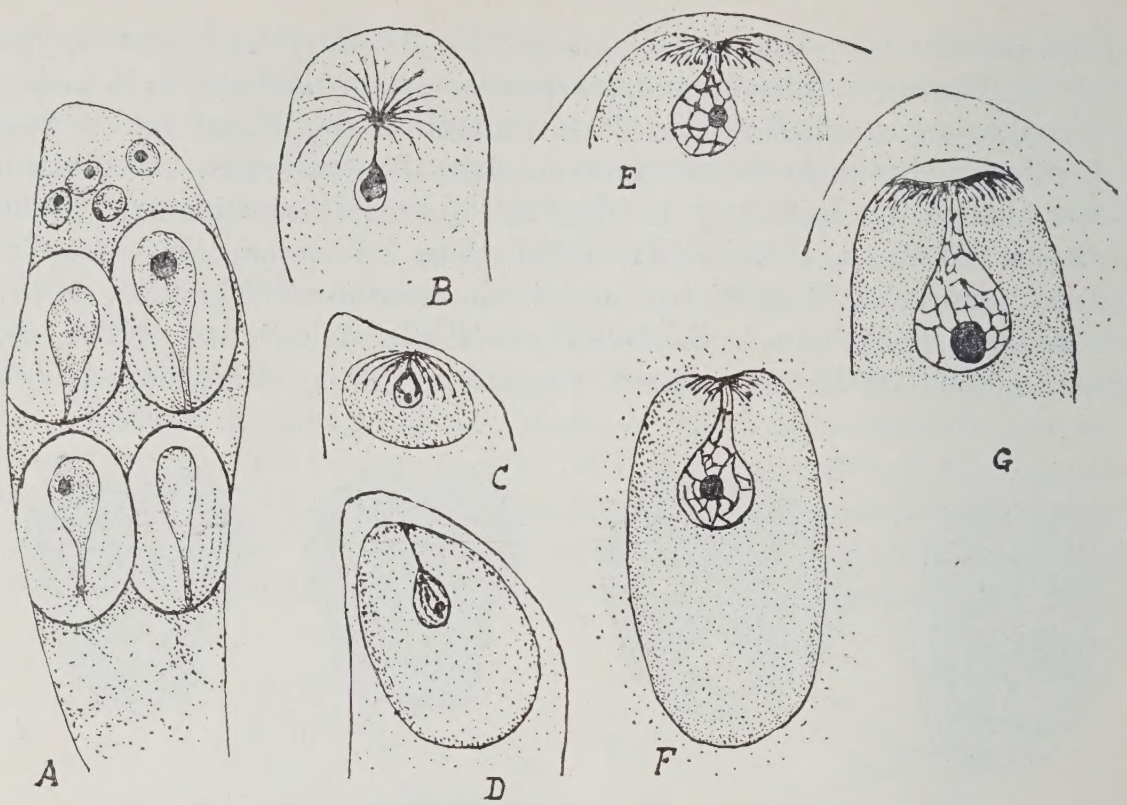


FIG. 314. — Délimitation des ascospores chez les Ascomycètes supérieurs. — A, délimitation des ascospores chez *Laboulbenia Gyrinidarum* : noter la forme « en larme batavique » des noyaux des ascospores, et le parasol astérien à la surface duquel s'est formée la cloison (d'après FAULL, 1912) ; B, noyau résultant de la dernière série mitotique et portant une aigrette astérienne, dans l'asque d'*Erysiphe Cichoracearum* ; C, délimitation de la spore suivant la surface du parasol astérien chez *E. Cichoracearum* ; D, spore délimitée du même Champignon ; le noyau reste uni à la paroi par un fin tractus ; E, F, G, divers stades de la délimitation de la spore suivant la surface du parasol astérien, chez *Erysiphe communis* (d'après HARPER, 1897 et 1905).

dividualisation des spores est indiqué, non seulement dans l'asque, mais encore, d'une manière un peu différente, dans la baside des Basidiomycètes, élément homologue de l'asque, encore que produisant des spores externes. Ici, les quatre centrosomes ayant fonctionné lors des deux dernières mitoses se disposent, comme l'a montré R. MAIRE, au sommet de la cellule (fig. 315, *a*) ; chaque centrosome, en face duquel apparaît une ébauche de stérigmate, produit alors, vers l'intérieur de la baside, un élément filamenteux qui s'allonge peu à peu (fig. 315, *b* et *c*) ; en même temps, les stérigmates et les spores se développent rapidement et les centrosomes, entraînant leur appendice filamenteux, y pénètrent (fig. 315, *d*) ; les noyaux, qui semblent attirés par eux, y entrent alors à leur suite.

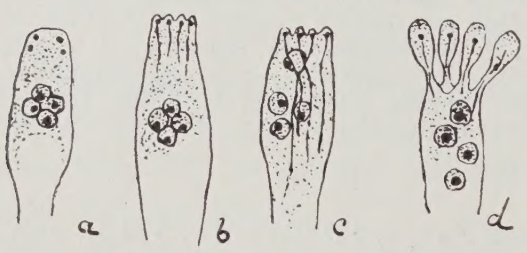


FIG. 315. — Formation des basidiospores chez *Psathyrella disseminata*. — *a*, baside très jeune avec quatre noyaux et quatre centrosomes situés à la partie supérieure de la cellule ; *b*, un stérigmate est ébauché en face de chaque centrosome ; chacun de ceux-ci forme un filament colorable dirigé vers le centre de la baside ; *c*, ce processus s'accentue ; *d*, un centrosome, entraînant le filament colorable qu'il a formé, passe dans chacune des basidiospores (d'après R. MAIRE, 1902).

* * *

Les phénomènes de formation libre sont évidemment de même ordre que ceux de cytodiérèse avec plaque cellulaire : les uns et les autres sont, en effet, caractérisés essentiellement par la présence de fuseaux spécialisés fonctionnant comme phragmoplastes. Il sera donc intéressant de conclure cette étude en indiquant les notions générales qui s'en dégagent et, surtout, les problèmes qui s'y trouvent posés.

1. — Il faut d'abord souligner le fait, très remarquable, des rapports morphologiques étroits entre les parois en voie de formation et des éléments — fuseaux primitifs, fuseaux secondaires ou asters — caractérisés par l'aspect fibrilleux que leur confèrent certains fixateurs.

2. — Cette donnée fondamentale doit être prise en considération dans toute tentative d'interpréter la nature des formations fusoriales ou astériennes. Le fait que celles-ci ont en commun certains caractères physico-chimiques (leur coagulation, sous forme de fibrilles, par les fixateurs très acides) et une propriété fonctionnelle déterminée (la possibilité d'élaborer des parois), ne doit, en effet, pas faire oublier que, par leur origine, elles peuvent différer considérablement. Le fuseau de caryocinèse, qui, dans les cas en question, devient ensuite fuseau de cytodiérèse, paraît être entièrement formé aux dépens de la caryolymphe (Cf. p. 213) ; les fuseaux secondaires de cytodiérèse apparaissent directement dans le cytoplasma, entre des noyaux quiescents ; les asters des asques sont également formés, semble-t-il, à partir du cytoplasma (Cf. p. 260) ; enfin, dans les cas sur lesquels Bailey a attiré l'attention, le fuseau de cytodiérèse se confond d'abord avec le fuseau de caryocinèse, sans doute d'origine nucléaire, puis s'accroît, sans que ses caractères changent sensiblement, aux dépens du cytoplasma.

3. — La constitution physico-chimique des fuseaux ou asters apparaît ainsi comme extrêmement énigmatique. On ne peut même pas formuler une hypothèse solide pour expliquer l'aspect fibrilleux présenté, dans certaines conditions, par tous ces éléments, quelle que soit leur origine ; la seule certitude qu'apportent ici les faits exposés plus haut est négative : la présence de centrosomes — ou même celle de noyaux (les faits de cytodiérèse dans les cellules cambiales le prouvent) — n'est pas nécessaire pour déterminer l'apparition de la matière spéciale constitutive des fuseaux.

4. — Le mécanisme de l'élaboration de parois par les fuseaux ou asters n'est pas moins énigmatique. Dans le cas particulier des asques, on a parfois supposé que la tension superficielle spéciale régnant à la surface du parasol astérien conditionnerait la formation de la paroi à ce niveau ; l'influence de l'aster serait donc, ici, purement physique. Mais cette explication ne saurait évidemment s'appliquer au cas général des parois formées dans le plan équatorial des phragmoplastes.

5. — Le rôle des centrosomes dans la délimitation des ascospores et dans le bourgeonnement des basidiospores doit également être souligné.

6. — Enfin, les faits d'isolement des tétraspores dans leurs cellules-

mères, chez les Phanérogames, paraissent révéler la possibilité, à la suite d'une évolution que l'on ne saurait préciser, d'une impuissance fonctionnelle, au point de vue de l'élaboration des parois, des fuseaux primitifs ou secondaires ; ces fuseaux se constituent, revêtent les dispositions annonciatrices de l'apparition de cloisons, puis s'évanouissent, tandis que les parois ne se forment pas (mégaspores ne s'isolant pas), ou se forment par d'autres processus (microspores).

DÉTERMINISME DE LA MULTIPLICATION CELLULAIRE

Le problème du déterminisme des multiplications cellulaires se confond, dans la plupart des cas, avec celui du déterminisme des caryocinèses ; le cloisonnement est le plus souvent, en effet, provoqué par l'entrée en division du noyau ; toutefois, ces deux phénomènes peuvent être, dans des conditions naturelles ou expérimentales, dissociés. Les facteurs desquels dépend la division d'une cellule sont, à coup sûr, complexes et nombreux et l'on ne saurait actuellement préciser, d'une manière absolue, quels sont les concours de circonstances nécessaires au déclanchement de ce phénomène ; on connaît, toutefois, quelques-unes au moins de ces conditions, dont les unes sont *internes*, c'est-à-dire dépendantes de l'état du protoplasma lui-même, et les autres *externes*, c'est-à-dire dépendantes du milieu.

Conditions internes.

1. *Théorie de* Spencer. — Herbert Spencer a fait remarquer (1867) que, lorsqu'une cellule grandit, son volume s'accroît beaucoup plus rapidement que sa surface ; les volumes des corps sont, en effet, les cubes de leurs dimensions linéaires, tandis que les surfaces ne sont que les carrés de celles-ci. Or, l'usure de la matière vivante porte, d'après Spencer, sur l'ensemble du corps cellulaire, c'est-à-dire sur son volume ; elle est donc plus rapide que les apports nourriciers, nécessairement limités aux surfaces. Lorsque le protoplasma d'une cellule se trouve à un certain degré de désassimilation, supérieur au degré d'assimiliation permis par la quantité d'aliments lui parvenant alors, une division se produit ; l'ensemble des deux cellules-filles n'est pas plus volumineux que ne l'était la cellule-mère ; mais la surface de contact entre ce protoplasme et le milieu est accrue ; les apports nourriciers augmentent ; l'assimilation devient positive et les cellules grandissent. Il résulte de ces considérations que des cellules en voie de croissance devront se multiplier d'autant plus activement qu'elles seront plus petites ; or, en fait, toutes les cellules à prolifération intense (cellules méristématiques ; cellules néoplasiques ; Bactéries, Levures, etc...) sont de petite taille.

2. *Théorie de* R. Hertwig. — La théorie de Hertwig n'est pas opposée à celle de Spencer ; elle s'accorde, au contraire, avec elle, tout en souli-

gnant un autre aspect du problème. R. Hertwig (1903, 1908) envisage exclusivement en effet, le R. N. P. (cf. p. 247). Or, au cours de la vie individuelle d'une cellule en voie de croissance, la quantité de cytoplasme tend à augmenter plus vite que la quantité de substance nucléaire ; le R. N. P. caractéristique finit ainsi par diminuer plus ou moins sensiblement. La cellule le rétablit alors à sa valeur normale en se divisant : les volumes cytoplasmiques ne subissent ainsi aucun changement, tandis que les deux noyaux-fils sont toujours plus volumineux que le noyau primitif. Cette théorie est appuyée par un certain nombre de faits expérimentaux. Dès 1901, H. Winkler avait réussi à féconder des fragments sans noyau d'œufs de *Cystoseira barbata* ; ces fragments étaient légèrement plus petits que la moitié d'un œuf entier et la proportion de substance nucléaire, ici représentée par le seul noyau du spermatozoïde fécondant, était, d'après Winkler, plus grande que dans la normale, or, ces segmentations furent aussi plus lentes que normalement. Les expériences de Gerassimow sur les Spirogyres ont conduit au même résultat ; on sait (cf. p. 245) que cet auteur est parvenu, en arrêtant, au moyen d'anesthésiques ou par le froid, une mitose commencée de Spirogyre, à obtenir côte à côte deux cellules : l'une dépourvue de noyau, l'autre pourvue de deux noyaux, ou d'un gros noyau égal à la somme des deux noyaux-fils qui auraient dû, normalement, être séparés ; or, comme Gerassimow l'a reconnu dès 1902, ces cellules contenant une masse nucléaire double se multiplient plus lentement que les cellules normales et l'auteur russe avait même été ainsi conduit, avant R. Hertwig, à admettre que le déclanchement d'une division est provoqué, entre autres facteurs, par la réalisation d'un certain rapport entre le volume du noyau et celui du protoplasma.

3. *Travaux de* Priestley *et* Fr. Weber. — Les théories de Spencer et de R. Hertwig ne font qu'exprimer l'existence de rapports constants ou, plus exactement, de coïncidences, entre certains états physiologiques des cellules *en voie de croissance* et le déclanchement des divisions. Mais elles ne préjugent en rien des mécanismes mis en jeu et s'appliquent difficilement aux nombreux cas dans lesquels des cellules dont la croissance était arrêtée, qui, depuis longtemps, ne s'étaient pas divisées, entrent soudain en prolifération et deviennent des éléments se multipliant activement. Les travaux, modernes, de Priestley et de Fr. Weber, et aussi ceux, très importants mais poursuivis sur des objets animaux, de nombreux physiologistes (Spek, Heilbrunn, Vlès et Dragoiu, etc...), s'ils ne résolvent pas encore ces problèmes, montrent du moins la voie dans laquelle il faut s'engager pour tenter de les élucider.

Priestley et ses collaborateurs, Woffenden, puis Pearsall, ont tenté d'établir une liaison entre la localisation, chez les Végétaux supérieurs, des assises génératrices formées de cellules se divisant plus ou moins activement, et certaines variations du *p*H intracellulaire des tiges. Ces auteurs ont remarqué que les cellules de la région ligneuse ont une réaction acide ($p\text{H} = 3{,}4 - 3{,}5$), tandis que celles situées à l'extérieur de l'assise génératrice libéro-ligneuse (cambium) ont un *p*H élevé ($= 7{,}8$) ; on observe,

dans l'écorce, une discontinuité analogue de chaque côté de l'assise subéro-phellodermique : les cellules du parenchyme cortical (phelloderme) sont peu acides (pH = 5, 5 à 6,5), tandis que celles du liège le sont considérablement (*p*H = 3). Ainsi, les assises génératrices de la tige sont localisées sur des surfaces de séparation entre deux masses de tissus présentant des *p*H très différents ; dès lors, les cellules de ces assises génératrices seraient caractérisées, d'après PRIESTLEY, par un *p*H intermédiaire entre ceux des tissus qu'elles séparent, *p*H intermédiaire *correspondant au point isoélectrique des protéides protoplasmiques*, et là serait, sans doute, la condition déterminant leur état d'active prolifération : toutes les cellules méristématiques, en effet, possèdent un cytoplasma dense et peu fluide ; la condensation du cytoplasma est même un des premiers signes du retour d'une cellule banale à l'état de cellule jeune ; or, on sait, depuis les travaux classiques de J. LOEB, que les affinités des protéides pour l'eau sont au minimum au voisinage du point isoélectrique (cf. p. 411).

Les travaux de PRIESTLEY et de ses collaborateurs n'ont été ni critiqués, ni soumis à des vérifications, et il est impossible encore de se prononcer avec certitude quant à la justesse, dans le détail, des conclusions de ces auteurs. Mais tous les physiologistes qui ont étudié les modifications, d'ordre colloïdal, pouvant survenir dans les cellules au moment des mitoses, sont d'accord sur un point : la caryocinèse implique des modifications très notables dans la viscosité du cytoplasma ; ces modifications dépendent de la concentration en ions H ; on peut donc, en influant sur le *p*H interne d'une cellule, changer la viscosité cytoplasmique dans un sens favorable ou défavorable à la division. On n'insistera pas sur les expériences de cet ordre, parce qu'elles ont été poursuivies exclusivement sur des objets animaux, et aussi parce qu'elles ne présentent pas encore une netteté parfaite ; il n'en est pas moins très vraisemblable que le déclanchement des divisions cellulaires est, au moins en partie, comme l'admet Fr. WEBER (1926), conditionné par l'état colloïdal du cytoplasma, état lui-même dépendant de la concentration en ions H.

4. *Travaux de* HABERLANDT. — Si la conclusion que l'on vient d'indiquer était exacte, il y aurait lieu de rechercher quelles sont, dans la plante, les mécanismes par lesquels le protoplasma d'une cellule quiescente peut être l'objet des modifications colloïdales le conduisant à la division. Or, on pourrait, avec Fr. WEBER, trouver dans la notion, entrevue autrefois (1892) par WIESNER, et définitivement créée (1913, 1914, 1921, 1922) par G. HABERLANDT, des *hormones post-traumatiques* (« Wundhormonen »), une réponse à cette question : ces hormones peuvent être, en effet, à titre d'hypothèse, considérées comme agissant en tant que modificateurs physiologiques du *p*H intracellulaire, par conséquent de la viscosité protoplasmique.

HABERLANDT a été conduit à admettre la notion d'hormones post-traumatiques par l'analyse causale des processus de cicatrisation chez les Végétaux, processus consistant, on le sait, dans la formation, au point blessé, d'un tissu jeune comparable au cambium, d'un *cambiforme*, limitant les parties saines et produisant, vers l'extérieur, du liège cicatriciel. L'expé-

rience fondamentale est la suivante : HABERLANDT coupe un tubercule de Chou-rave et lave très soigneusement la surface de la section, de manière à en éliminer, autant que possible, toute trace de débris cellulaires ; sous la blessure ainsi nettoyée, les divisions cellulaires sont rares et il n'apparaît pas de cambiforme, contrairement à la règle lorsqu'aucun lavage n'a été effectué ; mais, si l'on recouvre la blessure lavée et inerte d'une purée de tissu broyé, des divisions cellulaires sont aussitôt déchaînées et un cambiforme apparaît, plus vigoureux, parfois, que dans les conditions normales. De cette expérience, répétée, avec ou sans variantes, sur de nombreux objets, vérifiée et multipliée par d'autres physiologistes (E. E. PRINGSHEIM, 1921 ; H. REICHE, 1924), a été déduite la notion que les produits de désintégration des cellules mortes ou lésées sont susceptibles d'inciter à la division les cellules vivantes, mais adultes et au repos, voisines du traumatisme ; ces produits sont, d'ailleurs, diffusibles et peuvent aussi agir à distance; leur partie active est représentée par une matière que retiennent les filtres (REICHE) ; enfin, ils ne présentent aucune spécificité. Ces faits permettent de rendre compte, suivant HABERLANDT, non seulement de la « stimulation » des cellules voisines d'un traumatisme, mais encore de l'activité des méristèmes normaux : ces derniers seraient, en effet, des centres formateurs d'une hormone analogue à la nécro-hormone : l'*hormone de division* (« Teilungshormone ») ; certaines expériences semblent bien montrer, d'autre part, que le liber serait une zone productrice d'une hormone de division ; ainsi serait expliquée la formation de l'assise génératrice libéro-ligneuse (1). Cette hormone serait essentiellement constituée, d'après HAMMETT (1929), par des corps, tels que la cystéine ou le glutathion, contenant des groupements SH ; cet auteur a réussi, en effet, à paralyser électivement les mitoses, dans des méristèmes radiculaires de Maïs et d'Oignon, en immergeant celles-ci dans un milieu contenant des traces de plomb, métal susceptible de se combiner avec des radicaux SH ; mais, après lavage, les mêmes racines transportées sur un milieu contenant des groupements SH sous forme soluble, proliféraient activement de nouveau. Les essais en vue de vérifier ces notions sur des cellules animales, paraissent avoir donné des résultats concordants (Cf. RAPKINE, 1931).

5. *La question des « rayons mitogénétiques »*. — Si l'existence des hormones de division ne peut guère, semble-t-il, être mise en doute, il n'est pas exclu qu'existent d'autres facteurs physiologiques des divisions cellulaires, comme le montre l'existence du problème des « rayons mitogénétiques ».

Pour GURWITSCH (1923, 1924, 1927), les mitoses sont des « réflexes » provoqués par une radiation spéciale, découverte par lui à la suite de travaux compliqués, et que des expériences assez simples mettent directement en évidence. La plus frappante de ces expériences est la suivante. Les recherches de GURWITSCH lui ont permis de reconnaître que, dans une

1. HABERLANDT a, d'ailleurs, généralisé plus encore sa théorie ; il l'utilise, en effet, pour l'explication des faits de parthénogenèse naturelle et artificielle, d'embryonie nucellaire, et même de fécondation normale.

racine, la source des « rayons mitogénétiques » doit être située à la base de cette dernière ; ceux-ci se propagent le long de l'organe et rayonnent autour de la pointe. On rapproche alors deux racines d'*Allium*, de telle manière que l'extrémité de l'une (racine « inductrice ») soit disposée perpendiculairement sur le méristème de l'autre (racine « induite »), mais sans le toucher. Les racines restent pendant 3 heures dans cette position réciproque. Puis la racine « induite » est débitée en coupes longitudinales sériées intéressant la partie touchée par les rayons émanés, suivant les prévisions de l'expérimentateur, de la pointe inductrice. Les noyaux en mitose sont comptés dans les deux moitiés de chaque coupe : les caryocinèses sont *invariablement plus nombreuses dans la moitié exposée devant la pointe de l'autre racine que dans la moitié opposée.* Il s'agit, dans cette expérience, d'un cas d'« homoinduction », les deux racines appartenant à la même espèce. Mais l'« hétéroinduction » est possible, par exemple entre une racine d'*Helianthus* (inductrice) et une racine d'*Allium* (induite), on entre la queue d'un jeune têtard de Grenouille ou de Crapaud, immobilisée dans un tube de verre (inductrice) et, toujours, une racine d'Oignon. Ces expériences, et bien d'autres, exposées dans les publications de A. Gurwitsch et de ses élèves (L. et N. Gurwitsch, W. Rawine, P. Rusinoff, S. Salkind, D. Schukowsky, etc...) ont conduit le savant russe à admettre que la mitose « a des causes spécifiques multiples, pouvant être représentées par une analogie avec le processus photographique, sous forme d'une triade » : le facteur *photodynamique*, constitué par les rayons mitogénétiques ; le *développement* de l'image, réalisé par les hormones de Haberlandt ; la *sensibilité* de la plaque, équivalant à la susceptibilité individuelle de la cellule ; cette susceptibilité dépend, enfin, de la configuration spéciale, à la surface de la cellule, d'un certain composant apte à recevoir l'excitation des rayons mitogénétiques, formant ainsi une sorte de récepteur en résonance avec eux.

Les observations ou expériences de Gurwitsch et de ses élèves ont été reconnues exactes par de nombreux auteurs : par N. Wagner d'abord (1927), dans un travail extrêmement précis ; puis par J et M. Magrou (1927, 1928), par Reiter et Gabor (1928), J. et M. Magrou et N. Choucroun (1929), N. Choucroun (1930). Il paraît désormais incontestable que certains tissus vivants sont susceptibles d'influer, *à distance*, sur d'autres tissus vivants, pour exciter ceux-ci à la prolifération ; cette action à distance n'est pas arrêtée par des lames de quartz (Gurwitsch) ; elle peut être réfléchie (Gurwitsch, Reiter et Gabor) ; elle consisterait donc en une radiation dont Gurwitsch a fixé la longueur d'onde au voisinage de 2.0 00Å. et que Reiter et Gabor supposent plus proche du spectre visible. Enfin, J. et M. Magrou ont montré que cette action à distance est provoquée par des cultures du *Bacterium tumefaciens*, agent pathogène des proliférations désordonnées, comparées aux cancers, observées chez de nombreux Végétaux.

Si les faits observés par Gurwitsch et ses élèves, par J. et M. Magrou, par Reiter et Gabor, etc..., ne sont contestés par personne, l'interpréta-

tion qu'en ont donnée ces auteurs a été discutée. Au moyen d'expériences très précises, poursuivies dans le laboratoire de Jean Perrin, Mlle N. Choucroun est parvenue à se convaincre que l'action à distance est provoquée, non par des radiations, mais pas l'*émission de particules matérielles* extrêmement petites, susceptibles de s'insinuer, en couche très mince, peut-être monomoléculaire, dans les joints, même paraffinés, de tous les récipients et capables, enfin, d'altérer, d'une manière durable, les milieux biologiques : en exposant, par exemple, sur une culture de *B. tumefaciens*, une capsule de quartz contenant de l'eau de mer, on modifie celle-ci au point que des œufs d'Oursins mis à s'y développer, même après éloignement de la culture, présenteront certaines monstruosités caractéristiques, dues à des anomalies mitotiques. De tous ces faits, quelle que soit leur interprétation, il résulte donc que les tissus vivants sont susceptibles de produire des émanations influant grandement sur les processus mitotiques et, par conséquent, de contribuer à la régulation de ceux-ci dans l'organisme lui-même.

Conditions externes.

Parmi les facteurs externes susceptibles d'influencer le cours des divisions cellulaires, la *température* et, surtout, la *lumière* paraissent jouer un rôle prépondérant.

Température. — Les recherches de de Wildeman (1891), Schrammen (1902), Maltaux et Massart (1910) ont démontré que la température influe considérablement sur le rythme des mitoses ; elle l'accélère chez *Spirogyra*, jusqu'à un *optimum*, situé au voisinage de 12°, température à laquelle, d'après T'Serclaes, les mitoses de *Cladophora* sont également les plus actives ; les accroissements de température exercent ensuite une influence ralentissante. Chez *Tradescantia*, au contraire, il semble qu'il n'y ait pas d'optimum ; le rythme mitotique s'accélère, à mesure que croissent les températures, jusqu'à 45° (de Wildeman), degré auquel le protoplasme commence à être altéré. Il paraît en être de même chez *Vicia Faba* (Schrammen) et chez *Chilomonas Paramæcium* (Maltaux et Massart). R. Hertwig voit (1903) dans ces résultats une confirmation indirecte de sa théorie ; les élévations de température influenceraient surtout, d'après lui, le métabolisme du cytoplasma, déterminant un accroissement de celui-ci par rapport au noyau ; d'où déclanchement d'une division pour rétablir à sa valeur normale le R. N. P.

Lumière. — La lumière agit surtout sur les mitoses *des Végétaux inférieurs* : on peut assurer que, chez la plupart des Algues vertes et sans doute chez beaucoup d'autres Algues et de nombreux Champignons, les mitoses ont lieu exclusivement à certaines heures du cycle nycthéméral. Chez *Euglena pisciformis*, les cellules se divisent exclusivement entre 22 et 23 h. (P.-A. Dangeard) ; les cellules de *Zygnema* ne se divisent que de 21 h. à 24 h. (Merriman, 1906 ; Escoyez, 1907 ; Kurssanow, 1911), les noyaux de *Cladophora* de 21 h. à 22 h. (T'Serclaes), ceux de *Saprolegnia*

dioica de 22 h. à 2 h. (Smith) (1). *Ceratium cornutum* se multiplie entre 8 h., et 10 h. (*Ceratium massiliense* et *C. reticulatum* peu après midi, Mangin, 1911), mais C. *tripos* se multiplie, au printemps, pendant l'après-midi, en été, pendant la nuit (Borgert, 1910).

Chez *quelques Thallophytes* et chez *la plupart des Végétaux supérieurs*, les divisions ont lieu, normalement, à toutes les heures de la journée, avec, toutefois, un minimum et un maximum de fréquence à certaines heures. *Cosmarium Botrytis* et *Closterium moniliferum* prolifèrent au maximum vers minuit, au minimum vers midi (Karsten, 1918) ; les cellules méristématiques de la tige de *Pisum sativum* présentent un maximum de divisions de 22 h. à 2 h., un minimum vers 6 h. (Karsten, 1915); le méristème de racines d'*Allium Cepa* et de *Podophyllum peltatum* offre deux maxima de prolifération, à 23 h. et à 13 h., maxima auxquels correspondent des minima à 7 h. et à 15 h. (Kellicott, 1904). Dans les racines de *Pisum*, enfin, Stålfelt observe (1919, 1920) que les divisions sont surtout nombreuses entre 9 et 11 h., et présentent un minimum de fréquence vers 22 h.

Or, il n'est pas douteux que la lumière joue un rôle important dans le déterminisme de ces rythmes divers de l'activité caryocinétique. Karsten l'a prouvé chez *Spirogyra* : en éclairant, pendant toute une nuit, un thalle de *Sp. crassa*, puis en plaçant celui-ci, le matin, à l'obscurité, il fit apparaître, au cours de la journée, les divisions qui, normalement, ont lieu vers 22-24 h. (2). La périodicité des mitoses chez *Pisum sativum* fut également inversée par Karsten au moyen du même artifice. Mais il est impossible, dans la plupart des cas, de comprendre le mécanisme de cette action de la lumière, action qui, d'ailleurs, ne se manifeste pas toujours aussi nettement que dans les exemples précités (3).

1. Les divisions nucléaires de *S. dioica* peuvent, toutefois, selon Smith être provoquées, à n'importe quelle heure, en transportant le Champignon d'une eau froide (4°) dans une eau tiède (20-22°).

2. Fr. Weber a émis l'hypothèse (1924) que l'action de la lumière sur les divisions cellulaires des Algues vertes était peut-être indirecte, c'est-à-dire due aux variations du pH provoquées par la consommation de gaz carbonique par les cellules éclairées et pourvues de chlorophylle.

3. On a souvent recherché à exprimer mathématiquement la vitesse de croissance d'un organisme, c'est-à-dire, dans une certaine mesure, la vitesse de multiplication de ses cellules. Les travaux de Chodat et Monnier sur la vitesse de croissance de l'Avoine tendent à montrer que ce phénomène obéit à la même équation que les réactions monomoléculaires :

$$(1)\quad \frac{dx}{dt} = K(a - x),$$

K étant un coefficient spécifique.

Plus intéressante, du point de vue cytologique, est la tentative de Slator qui a étudié la multiplication des cellules de Levures d'après la formule :

$$(2)\quad \frac{dn}{dt} = K(n + N),$$

K étant un coefficient spécifique, N le nombre de cellules ayant servi à l'ensemencement et n le nombre total de cellules formées au temps t. Les nombres obtenus expérimentalement, soit par des numérations de cellules, soit en mesurant le travail chimique (de fermentation) effectué par elles, se sont révélés concordants avec les nombres calculés d'après la formule (2). La concordance n'est satisfaisante, toutefois, que si le volume du milieu est pratiquement infini par rapport au volume des cellules, c'est-à-dire que si la culture est très jeune. L'appauvrissement du milieu et l'accumulation des excreta sont, en effet, deux facteurs dont il n'est pas tenu compte dans la formule.

CHAPITRE XIV

PHÉNOMÈNES CYTOLOGIQUES LIÉS A LA SEXUALITÉ

Les phénomènes sexuels, communs aux Végétaux et aux Animaux, ne présentent pas, pour tous les êtres vivants, le caractère obligatoire qu'offrent certaines autres fonctions, telles que la respiration. En effet, chez certains Végétaux inférieurs : les Bactériacées, les Cyanophycées et la plupart des Flagellés, jamais aucun indice de processus sexuel n'a été observé ; et — fait plus singulier en apparence — chez quelques êtres à organisation élevée, constituant, par l'ensemble de leurs caractères, des termes supérieurs de lignées phylogénétiques, la sexualité est amoindrie, dégradée, souvent, même, abolie : de nombreux Végétaux supérieurs se multiplient surabondamment sans que jamais intervienne, dans leur cycle vital, de phénomène sexuel. Dans la très grande majorité des Végétaux et la presque totalité des Animaux, toutefois, les processus sexuels ont un caractère d'absolue nécessité.

L'étude cytologique des phénomènes sexuels des Végétaux comporte cinq parties. Il faut, en effet, décrire d'abord *les cellules sexuelles*, encore appelées *gamètes*, puis l'*acte sexuel* lui-même, c'est-à-dire *la fécondation*. La fécondation produit un doublement du nombre des chromosomes, doublement qui est ensuite annulé par les processus dits de *réduction chromatique* ; il faudra décrire ces mécanismes complexes par lesquels le nombre des chromosomes est réduit de moitié. Fécondation et réduction chromatique sont deux phénomènes mutuellement liés et représentent deux moments essentiels du cycle vital de tous les Végétaux doués de sexualité ; dans chaque individu, en effet, les parties de l'appareil végétatif issues de la fécondation, désignées sous le nom de *sporophyte*, possèdent des noyaux à 2 *n* chromosomes, tandis que les parties issues des foyers de réduction chromatique, parties qui constituent le *gamétophyte*, ont des noyaux à *n* chromosomes ; or, l'importance relative de ces deux phases est très différente dans les divers grands groupes du Règne végétal et l'étude des modalités de cette *alternance de phases* constituera la quatrième partie de ce chapitre. Dans une cinquième partie, on envisagera les divers degrés de *dégradation de la sexualité*, en d'autres termes les phénomènes de *parthé-*

nogenèse et d'*apogamie*. Enfin, seront discutés les problèmes cytologiques relatifs au *déterminisme des sexes*.

LES GAMÈTES

Les gamètes seront décrits ici simultanément quant à leurs formes extérieures et à leur structure intime. Seront envisagés d'abord les gamètes des Végétaux inférieurs, éléments peu différenciés, ou même indifférenciés morphologiquement. Puis on étudiera les gamètes des Végétaux plus élevés en organisation, et l'on montrera comment la spécialisation des cellules sexuelles s'accuse peu à peu, dans un sens bien défini et toujours le même, quelle que soit la série phylogénétique envisagée, pour devenir marquée à l'extrême dans les formes les plus évoluées. Cette orthogenèse des gamètes est influencée par les conditions de milieu : elle se présente, en effet, avec des apparences différentes chez les Végétaux dans lesquels la fécondation se produit soit dans l'eau, soit dans des liquides de sécrétion (Algues et Archégoniates) et chez ceux se fécondant à l'air libre (Champignons). On étudiera donc successivement les complications progressives présentées par les gamètes dans l'un, puis dans l'autre de ces deux ensembles biologiques ; on décrira enfin, les gamètes des Conjuguées et des Diatomées, gamètes qu'il est difficile de rattacher à une série orthogénétique quelconque.

LES GAMÈTES CHEZ LES ALGUES ET CHEZ LES ARCHÉGONIATES

Chez les Algues et les Archégoniates, la fécondation se produit, soit dans l'eau (Algues), soit dans des liquides sécrétés par certaines cellules de l'archégone ou de l'ovule (Archégoniates inférieures), soit, enfin, dans l'intimité même des tissus (Gymnospermes supérieures et Angiospermes).

Chez ces Végétaux, l'orthogenèse des gamètes offre les caractères suivants.

Du point de vue morphologique, les gamètes sont, primitivement, des cellules flagellées toutes semblables entre elles et semblables aussi aux zoospores. Puis, dans les termes plus élevés des séries phylogénétiques, on observe constamment que l'un des gamètes devient plus volumineux, moins mobile, et finit même par perdre ses flagelles ; l'autre devient plus petit, plus mobile et tend à augmenter le nombre de ses flagelles ; le premier sera toujours considéré comme *femelle*, le second comme *mâle*.

Du point de vue structural, les gamètes sont, primitivement, des cellules contenant un noyau sphérique dans un abondant cytoplasme, plus ou moins chargé d'inclusions à rôle trophique (chloroplastes, amidon, etc...) ; dans les termes plus élevés des séries phylogénétiques, on observe constamment que, dans le gamète femelle, la quantité de cytoplasma tend à augmenter :

par conséquent, le R. N. P. tend à diminuer ; dans le gamète mâle, au contraire, le R. N. P. tend à augmenter jusqu'à devenir extrêmement élevé : le gamète est alors essentiellement constitué par un noyau entouré d'une infime quantité de cytoplasma.

L'étude détaillée qui va suivre de l'orthogenèse des gamètes dans la série des Volvocales, dans la série des Ulothricales, dans la série des Phéophycées, enfin dans celle des Archégoniates, ne fera que développer et préciser les principes ainsi posés.

LES GAMÈTES DES VOLVOCALES

Un intérêt particulier s'attache à l'étude des gamètes des Volvocales ; les types inférieurs de ce groupe se rattachent, en effet, d'une manière indubitable, au vaste ensemble des Flagellés. Or, les Flagellés appartiennent, par certains de leurs caractères, morphologiques et physiologiques, au Règne animal, par certains autres au Règne végétal ; ils paraissent, en outre, à l'exception, précisément, des Volvocales, être dépourvus de sexualité et se multiplier exclusivement par bipartition. Ce sont donc, très vraisemblablement, des êtres *primitifs* ; et, de ce fait, les manifestations sexuelles offrent, chez ceux d'entre eux qui en présentent, une importance toute spéciale. Les Flagellés constituant le groupe des Volvocales sont donc sans doute les êtres les plus primitifs présentant des cas indubitables de sexualité.

Les gamètes de **Polytoma uvella.**

Polytoma uvella, objet des études de P.-A. Dangeard, est une Volvocale primitive, particulièrement proche des types inférieurs de Flagellés ; chaque individu est, dans cette espèce, constitué par une cellule *sans chlorophylle*, ovoïde, munie d'un *appareil locomoteur* lui permettant de se déplacer rapidement, appareil dont la description a été donnée plus haut (cf. p. 278). C'est, d'autre part, chez *Polytoma* que l'on peut constater, pour la première fois dans la série des Flagellés, la formation, à l'intérieur d'une cellule végétative désignée sous le nom de *zoosporange*, de *zoospores*, cellules servant à la multiplication asexuée, et qui sont, ici, identiques, tant par leur forme, que par leur structure, aux cellules végétatives, tout en étant de plus petite taille que celles-ci.

Or, chez *Polytoma uvella*, les gamètes (fig. 316) sont des éléments ne pouvant être distingués morphologiquement des zoospores, comme elles reproduisant, en réduction, les caractères morphologiques et physiologiques des cellules végétatives de l'espèce et, comme elles, naissant à l'intérieur des cellules banales appelées *gamétanges*. Entre le gamétange et les gamètes, d'une part, le zoosporange et les zoospores, d'autre part, il n'existe aucune différence morphologique appréciable ; la distinction

est essentiellement physiologique : les zoospores germent directement ; les gamètes participent à la fécondation.

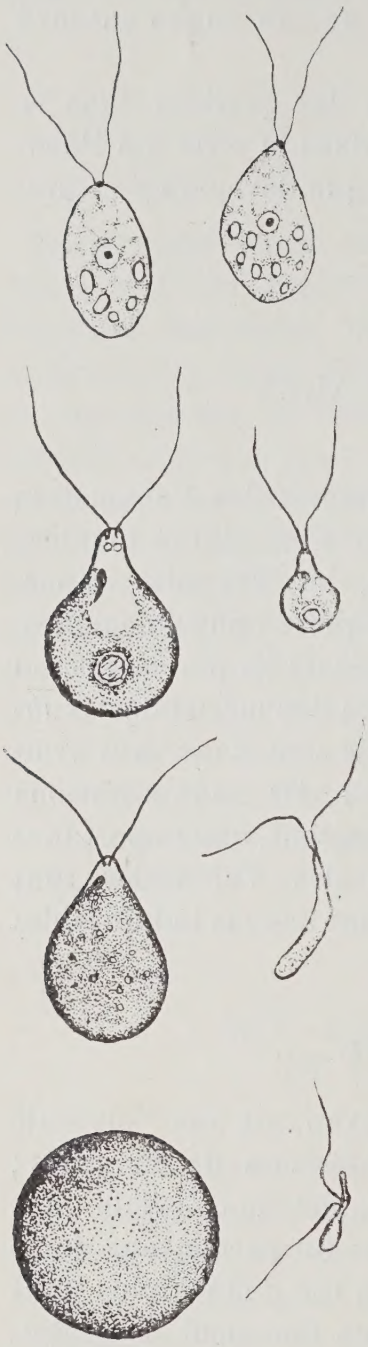


Fig. 316. — Schéma représentant les divers types de gamètes dans la série des Volvocales. — *De haut en bas* : gamètes égaux de *Polytoma* ; gamètes mâle et femelle d'un *Chlamydomonas* du type *C. monadina* ou *C. pulvisculus* ; gamètes mâle et femelle d'*Eudorina* ; gamètes mâle et femelle de *Volvox*.

Les gamètes des **Chlamydomonas.**

Les espéces réunies dans le genre *Chlamydomonas* sont assez voisines de *Polytoma uvella*. Les *Chlamydomonas* sont, en effet, comme *Polytoma*, des êtres dont chaque individu est constitué par une seule cellule, globuleuse ou fusiforme, dotée d'un appareil locomoteur avec deux flagelles. Mais les *Chlamydomonas* possèdent de la chlorophylle (un volumineux chloroplaste pourvu d'un stigma) et leurs gamètes ne sont plus tout à fait identiques à leurs zoospores.

Dans les cas les plus simples, chez *Chlamydomonas ovata*, par exemple, bien étudié par P. A. Dangeard (1898), chaque zoosporange produit 2,4 ou 8 zoospores. Les gamétanges ne peuvent être distingués des zoosporanges ; mais les gamètes qui naissent à leur intérieur ne sont plus, comme chez *Polytoma*, identiques aux zoospores : ils offrent la même forme et les mêmes caractères cytologiques que celles-ci, mais sont *plus petits*. Chez *Chl. ovata* on observe donc, pour la première fois, des gamètes distincts des zoospores ; mais ces gamètes sont encore *tous semblables entre eux* : ce sont des *isogamètes*.

Chez *Chlamydomonas monadina*, étudié par Goroschankine, puis par P.-A. Dangeard, la différenciation sexuelle s'accuse nettement. Dans cette espèce, chaque zoosporange forme quatre zoospores. Quant aux gamétanges, ils sont de deux sortes : les uns forment deux ou quatre gamètes gros de 20 à 29 μ ; les autres quatre, mais le plus souvent, huit gamètes, gros de 9 à 15 μ ; les premiers sont appelés *macrogamètes*, les seconds *microgamètes*. Macrogamètes et microgamètes, présentent, les uns et les autres, la même structure (même noyau, même chloroplaste avec stigma, même vacuole) et le même appareil locomoteur que les zoospores et les cellules végétatives. Mais leurs dimensions relatives et leur mode de formation suffisent à les distinguer nettement (fig. 316) ; en outre, on peut indiquer ici déjà, par anticipation, que la fécondation a lieu exclusivement entre un macrogamète et un microgamète, jamais entre deux gamètes de même volume ; le macro-

gamète est considéré comme femelle, le microgamète comme mâle. Chez *Chl. monadina* et chez les espèces de même type (*Chl. pulvisculus*, etc...), la différenciation sexuelle est donc nettement ébauchée.

Les gamètes chez **Eudorina.**

Eudorina elegans réalise (fig. 316) un degré nettement plus élevé de différenciation sexuelle. *E. elegans* est une Volvocale dont les individus ne vivent pas isolés, mais groupés en colonies de forme définie : chacune se compose, en effet, de 32 cellules disposées, à intervalles irréguliers, à la périphérie d'une sphère mucilagineuse sécrétée par elles. Les cellules végétatives d'*Eudorina* présentent, d'ailleurs, la forme et la structure caractéristiques des Volvocales et, notamment, le chloroplaste pourvu d'un stigma et l'appareil locomoteur avec deux flagelles égaux : ceux-ci battent librement à l'extérieur de la sphère mucilagineuse et entraînent toute la colonie. Cette Algue se multiplie, par voie asexuée, de la manière suivante : le contenu de quelques cellules d'une colonie subit cinq séries mitotiques successives, les nouvelles cloisons formées étant toutes parallèles à l'un des axes de la cellule-mère : ainsi naissent 32 longues cellules étroitement unies et constituant une sorte de lame aussi épaisse qu'elles sont hautes ; chacune porte, à son extrémité antérieure, un appareil locomoteur avec deux flagelles. Cette lame, d'abord plate, va prendre peu à peu, à mesure que les cellules dont elle est constituée s'écarteront et sécréteront du mucilage, la forme d'une calotte sphérique, puis d'une demi-sphère, puis d'une sphère : une nouvelle colonie sera constituée.

Les gamètes d'*Eudorina* sont de deux sortes : les uns, les microgamètes, se forment suivant un processus qui rappelle de beaucoup celui de la naissance des nouvelles colonies. Le contenu d'une cellule végétative (*microgamétange*) subit une série de divisions successives, les nouvelles cloisons étant exclusivement parallèles à l'un des axes ; mais, dans ces microgamétanges, le nombre des séries mitotiques est de six, c'est-à-dire que la lame épaisse qui en résulte est composée de 64 cellules ; ces cellules s'allongent ; de verte, leur teinte devient jaune ; deux flagelles se forment à l'extrémité de chacune d'elles qui correspond au pôle flagellé du gamétange ; en outre — conséquence de leur nombre plus élevé — elles sont beaucoup plus petites que les futures cellules végétatives de même âge. Ces lames à 64 cellules sont libérées par destruction des parois du microgamétange, puis se désagrègent; chaque cellule, devenant libre, apparaît comme un élément de protoplasme nu, relativement très petit, très élancé et très flexible, pourvu, à une de ses extrémités, de deux longs flagelles ; sa moitié antérieure, effilée, est incolore ; à sa partie postérieure, elle possède un chloroplaste avec pyrénoïde et stigma, mais dont la teinte jaune indique que la chlorophylle ne s'y trouve qu'en faible quantité. Ce microgamète est donc très différencié, par sa taille, par sa forme et par sa structure : par l'ensemble de ses caractères, il fait déjà penser aux *spermatozoïdes*, ces microgamètes hautement spécialisés des Végétaux supérieurs et des Animaux.

Quant aux macrogamètes, ils contrastent vivement, chez *Eudorina*,

avec les microgamètes. Les macrogamètes sont ici des cellules à peine différentes des cellules végétatives banales : ce sont des cellules banales qui, après avoir *légèrement grossi* et s'être quelque peu écartées les unes des autres dans le mucilage devenu moins épais, fonctionnent comme macrogamètes.

Chez *Eudorina*, par conséquent, la différence entre les gamètes (*hétérogamie*) devient extrêmement accusée : mais les relations primitives entre gamètes et gamétanges d'une part, zoosporanges et zoospores d'autre part, sont encore nettement reconnaissables.

Les gamètes chez les **Volvox**.

La série des Volvocales a pour terme supérieur le genre *Volvox*, extrêmement intéressant à tous égards (Cf. p. 981). Un *Volvox* est une sphère creuse de 1 mm. environ de diamètre, dont la paroi, faite de mucilage, est habitée par plusieurs milliers de petites cellules équidistantes, présentant le type caractéristique des Volvocales. Les gamètes mâles se forment dans des cellules plus ou moins tôt spécialisées, devenues beaucoup plus volumineuses que les cellules végétatives banales et ayant perdu leurs flagelles, situées dans une région déterminée de la colonie-individu. Ici donc, les microgamétanges ne sont plus des cellules végétatives quelconques ; aussi leur réserve-t-on un nom spécial : on les appelle *anthéridies*. Le contenu de ces cellules se divise exactement comme celui des microgamétanges d'*Eudorina*, mais un plus grand nombre de fois : ainsi, dans chaque anthéridie de *Volvox*, se forme une lame épaisse, composée de 128 à 156 cellules, très effilées, très hautes, colorées en jaune verdâtre ou en vert très pâle et munies de deux flagelles. Ces lames, mises en liberté, se disloqueront et chaque cellule isolée, à laquelle on réserve le nom de *spermatozoïde*, présentera les caractères suivants (E. Overton, 1889 ; Pascher, 1927) : les deux tiers antérieurs sont en forme de cylindre très ténu, flexible et incolore ; le tiers inférieur est légèrement renflé ; il possède un noyau très effilé, une vacuole contractile et un chloroplaste faiblement coloré pourvu d'un stigma ; vers l'extrémité antérieure sont insérés les deux flagelles (fig. 316). La sveltesse, la flexibilité, l'étirement du noyau, le début manifeste d'atrophie de l'appareil chlorophyllien de ce microgamète font de lui un élément très analogue aux spermatozoïdes des Végétaux supérieurs.

Les gamètes femelles ou macrogamètes des *Volvox* se forment aussi dans une région spéciale de la colonie-individu. Ces gamètes sont des cellules sphériques (fig. 316), très vertes, beaucoup plus volumineuses que les cellules végétatives. *Elles sont dépourvues de flagelles* ; on les désigne sous le nom d'*oosphères*. Avec ces oosphères de grande taille et immobiles et des spermatozoïdes très petits, l'hérétogamie atteint, chez les *Volvox*, un degré extrêmement élevé, comparable à celui réalisé chez les Végétaux supérieurs.

On comprend, dès lors, tout l'intérêt que présente le groupe des Volvocales, du point de vue de la connaissance de l'évolution des gamètes. Entre les gamètes indifférenciés du *Polytoma* jusqu'à ceux du *Volvox*, comparables

aux cellules sexuelles des êtres supérieurs, les Volvocales présentent une série complète d'intermédiaires : chez *Polytoma*, les gamètes, tous pareils, sont semblables aux zoospores ; par contre, chez les *Chlamydomonas* du type *Chl. ovata*, ils se distinguent des zoospores par leur taille, mais restent tous pareils entre eux ; puis, chez *Chl. monadina*, apparaît l'hétérogamie, exclusivement indiquée par des différences de dimensions. Chez *Eudorina*, ces différences de dimension s'accusent et les modifications structurales du microgamète constituent un élément nouveau qui accentue encore l'hétérogamie ; enfin, chez les *Volvox*, l'hétérogamie est marquée à l'extrême : microgamètes et macrogamètes diffèrent complètement, tant par leur taille que par leur structure. On retrouve très nettement indiqués, dans cette série, les traits de l'évolution orthogénétique des cellules sexuelles, tels qu'ils ont été définis plus haut : tendance du gamète mâle à devenir toujours plus mobile, en même temps qu'à réduire au minimum son matériel cytoplasmique et tous les produits à rôle trophique contenus dans ce dernier (chlorophylle, par exemple) ; tendance du gamète femelle à devenir immobile, tout en conservant, dans un abondant cytoplasme, des éléments à rôle nutritif, indispensables pour permettre les premiers cloisonnements de l'œuf. Ces caractères seront retrouvés dans les séries qui vont être étudiées maintenant ; mais aucune de ces séries ne présentera, comme celle des Volvocales, à la fois le premier terme et presque le terme ultime de l'évolution des cellules sexuelles.

LES GAMÈTES DES ULOTHRICALES ET DES RHODOPHYCÉES

Les Ulothricales sont des Algues vertes dont l'appareil végétatif est constitué par des files de cellules, simples ou ramifiées, plus rarement par des lames faites d'une ou de quelques assises de cellules.

Chez de nombreuses Ulothricales constituant les formes les moins élevées du groupe (*Ulothrix*, *Stigeoclonium*, *Chaetophora*), les gamètes sont des cellules plus ou moins semblables aux zoospores ; zoospores et gamètes ressemblent, en effet, chez les Ulothricales, aux cellules végétatives ou reproductrices des Volvocales peu évoluées : ce sont des éléments dépourvus de paroi squelettique, arrondis, piriformes ou ovoïdes, présentant une partie antérieure incolore munie d'un appareil locomoteur avec flagelles et possédant un volumineux chloroplaste muni d'un stigma. Toutefois, quelques complications existent ici, dont on chercherait en vain l'équivalent chez les Volvocales. Le zoospores sont, le plus souvent, munies de *quatre flagelles* et affectent, dans la même espèce, deux dimensions différentes ; les unes (*macrozoospores*) sont plus volumineuses que les autres (*microzoospores*) (1) ; les gamètes, tous à peu près de même dimension

1. Chez *Stigeoclonium (tenue) Klebsi* Heer., par exemple, les macrozoospores ont 12-14 μ, les microzoospores 7 à 9 μ de longueur ; chez *Ulothrix zonata*, ces dimensions sont respectivement de 13 à 15 μ et de 8 à 11 μ.

(isogamètes), sont sensiblement moins gros, le plus souvent, que les microzoospores (1) et ne possèdent que deux flagelles. Ces gamètes se forment, comme les zoospores, par cloisonnement du contenu de cellules végétatives d'apparence quelconque.

Chez les Aphanochaetacées (*Aphanochaete*), Ulothricales fort évoluées vivant en épiphytes sur d'autres Algues d'eau douce, les gamètes présentent encore d'évidentes analogies avec les zoospores ; mais ils en sont cependant tout à fait distincts ; d'autre part, chez *Aphanochaete*, l'hétérogamie est extrêmement accentuée.

Les zoospores sont identiques à celles des *Ulothrix* et des *Stigeoclonium*. Les gamètes femelles (macrogamètes) peuvent être définis comme d'énormes zoospores remplies d'amidon et d'huile, formées *isolément* dans certaines cellules appelées *oogones* ; ces macrogamètes, dépourvus de paroi cellulo-

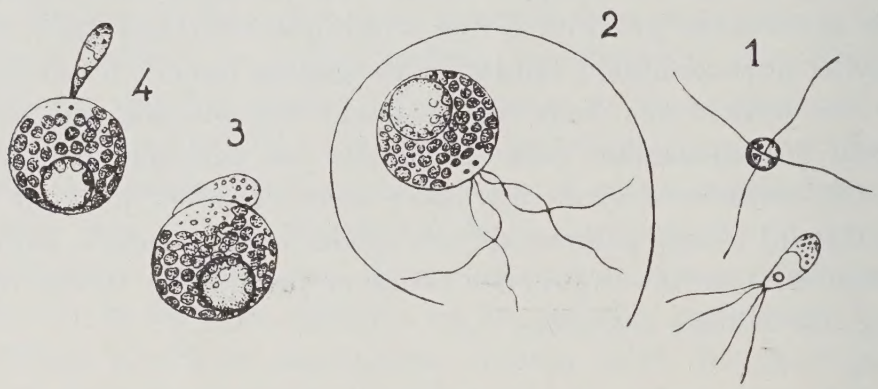


FIG. 317. — 1. Gamètes mâles d'*Aphanochaete repens*. — 2. Gamète femelle d'*A. repens*, encore contenu dans l'oogone qui l'a formé. — 3 et 4. Fécondation (d'après HUBER, 1894).

sique, possèdent quatre flagelles ; ils sont mis en liberté par rupture des parois des oogones, mais ne se meuvent que *très lentement* et ne tardent pas à s'immobiliser définitivement (fig. 317, *2*).

Les gamètes mâles (fig. 317, *1*), au contraire, sont de la même dimension que les zoospores, colorés en vert pâle et se meuvent *activement* ; ils sont formés, *isolément ou au nombre de deux*, dans des cellules spéciales (*anthéridies*) distinctes, par leur taille beaucoup plus petite et leur coloration moins intense, des cellules végétatives banales.

Enfin, *chez les Coleochaete*, qui sont sans doute les Ulothricales les plus évoluées, l'hétérogamie atteint un degré très élevé. Les macrogamètes sont des cellules très volumineuses formées de deux parties : une partie basale, renflée, l'*oosphère*, renfermant un noyau et un chloroplaste, surmontée d'une partie tubuleuse, très effilée, incolore, dressée, à laquelle on donne le nom de *trichogyne*. Oosphère et trichogyne sont fixés à la plante mère et rigoureusement immobiles. On ne retrouve plus rien, dans un tel ensemble, des traits primitifs des gamètes des Ulothricales et des Volvocales.

1. Les gamètes d'*U. zonata* sont longs de 5 à 8 μ.

Ces traits sont nettement reconnaissables encore, par contre, dans les gamètes mâles. Chez *Coleochaete scutata*, les microgamètes se forment, au nombre de 4, dans des cellules quelconques du thalle ; chacun possède un chloroplaste bien coloré, un appareil locomoteur avec deux flagelles apicaux, et ressemble ainsi à une zoospore de Volvocale ou d'Ulothricale. Chez les espèces plus évoluées,chez *Coleochaete pulvinata*, par exemple (fig. 318,*1*), les microgamètes se forment *isolément* dans des cellules spéciales, incolores, de petite taille et situées *à l'extrémité des rameaux* du thalle ; cha-

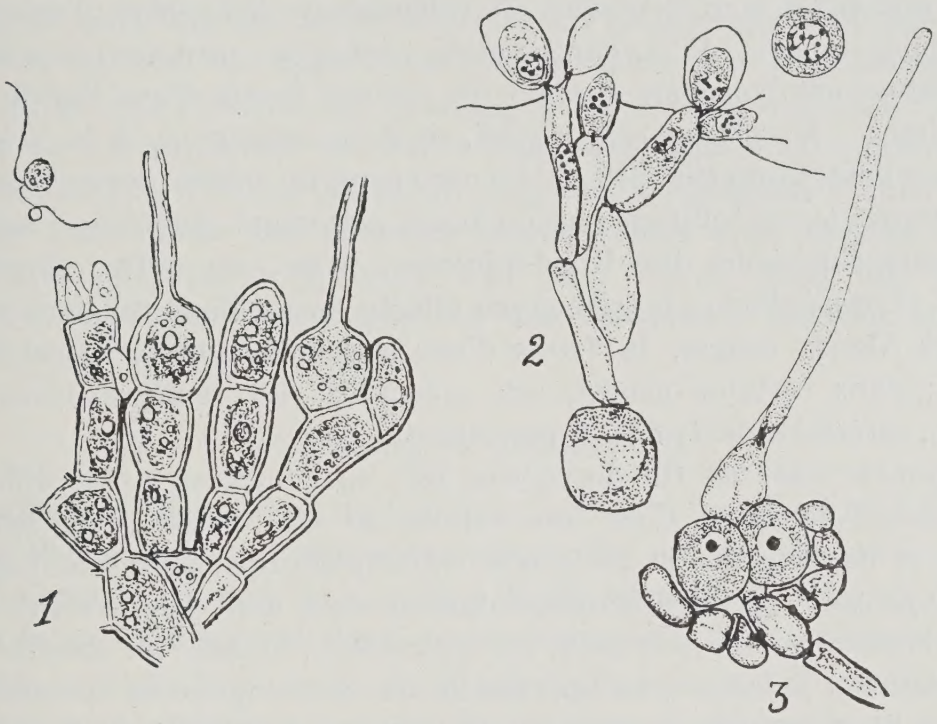


FIG. 318. — 1. Rameaux sexués de *Coleochaete pulvinata* ; à gauche, rameau portant à son extrémité trois microgamétanges piriformes, dont chacun formera un seul spermatozoïde ; au-dessus de ce rameau, un spermatozoïde mûr et en liberté ; des trois rameaux à droite du précédent, deux sont fertiles et portent à leur extrémité une oosphère, signalée par le tube (trichogyne) qui la surmonte (× 280 ; d'après N. PRINGSHEIM, 1860). — 2. Rameau fertile mâle d'une Rhodophycée : *Scinaia furcellata* ; la rameau porte, à chacune de ses extrémités, un microgamétange saillant à la surface (indiquée par un trait noir) du thalle ; dans chaque microgamétange, se forme une spermatie ; à droite, une spermatie mise en liberté ; noter le volume considérable de son noyau (× 1.400 ; d'après SVEDELIUS, 1916). — 3. Rameau fertile femelle de *Scinaia furcellata* ; sous le carpogone, immédiatement prolongé par le trichogyne, on aperçoit deux cellules auxiliaires, dont chacune présente un gros noyau (× 850 · d'après SVEDELIUS, 1916).

cun affecte encore la forme ovoïde , avec deux flagelles ; mais, dans ce véritable spermatozoïde, il n'existe plus, semble-t-il, de pigment.

Les gamètes des *Coleochaete* sont donc extrêmement différenciés, mais inégalement suivant les sexes. Le gamète femelle, avec son trichogyne, serait plus évolué que celui des *Volvox*, oosphère sans appendice ; le gamète mâle, par contre, a conservé certains traits primitifs de la cellule des Volvocales et paraît, à cet égard, moins évolué que le spermatozoïde des *Volvox*.

Les *Coleochaete* constituant probablement les termes les plus élevés de

la série des Ulothricales, il conviendrait d'aborder de suite l'étude des gamètes des Phéophycées s'il n'était pas indiqué d'ouvrir ici une parenthèse. En effet, les gamètes des *Coleochaete* constituent un véritable prototype de ceux qui sont le trait le plus caractéristique d'un grand groupe d'Algues, celui des *Rhodophycées*.

Chez les Rhodophycées ou Algues rouges, le gamète femelle, attaché à la plante mère, comprend les deux parties essentielles distinguées chez *Coleochaete* : une *oosphère* ou *carpogone* et, surmontant celle-ci, un *trichogyne* ; de plus, chez les Rhodophycées supérieures, des cellules spécialisées, à rôle nourricier, sont disposées au voisinage de l'oosphère ; l'ensemble de ces cellules annexes, du carpogone et du trichogyne peut toujours être morphologiquement considéré comme un rameau formé d'une file de cellules spécialisées : le *rameau carpogonial*, dont le carpogone et le trichogyne occupent l'extrémité (fig. 318, *3*). Le carpogone lui-même, comme l'oosphère des *Coleochaete*, est toujours plus ou moins nettement globuleux ; mais, dans les termes supérieurs des Rhodophycées, il est, en outre, *dépourvu de plastes chlorophylliens* ; le trichogyne affecte aussi, d'une manière générale, chez les Algues rouges, la forme d'une appendice incolore, tubuleux et dressé ; dans certains genres, cet appendice est renflé en fuseau ou en massue, altération légère du type primitif.

Le gamète mâle des Rhodophycées est, au contraire, assez différent de celui des *Coleochaete*. C'est une cellule de très petite taille, sphérique, *dépourvue de flagelles et de plastes chlorophylliens* ; à ces microgamètes d'un type très spécial, différenciés dans un sens dont l'équivalent n'existe pas ailleurs, on réserve le nom de *spermaties*. Comme les gamètes mâles de *Coleochaete pulvinata*, les spermaties des Rhodophycées naissent isolément, à l'intérieur de petites cellules incolores situées à l'extrémité des rameaux du thalle (fig. 318, *2*).

Mais la disparition de l'appareil locomoteur n'est pas la seule altération profonde que puisse offrir, dans une lignée très évoluée, le type fondamental et primitif du gamète mâle. En effet, chez les *Oedogonium*, Algues vertes filamenteuses qui forment un groupe très homogène et dépourvu de types primitifs (Oedogoniales), on observe *un accroissement de l'appareil locomoteur*. Chez ces Algues, en effet, les zoospores et les gamètes mâles présentent le caractère d'être des cellules ovoïdes dont chacune porte, au voisinage de son pôle supérieur, une *couronne* de plus ou moins longs flagelles insérés sur un mastigosome (Cf. p. 274 et p. 1010, fig. 455) ; c'est le type dit *stéphanoconté* (στεφανος = couronne ; κοντος = flagelle) (1). Spessard a récemment étudié les zoospores et les spermatozoïdes des Oedogoniales et il souligne que ces derniers sont nettement plus spécialisés que celles-là : les zoospores contiennent un volumineux chloroplaste, de l'amidon et de l'huile ; les gamètes mâles, dont l'existence est éphémère, possèdent un chloroplaste réduit, dépourvu d'amidon, et ils n'élaborent pas d'huile ;

1. Les zoospores des *Derbesia*, Siphonales marines chez lesquelles on ne connaît pas de gamètes, présentent le même type (stéphanoconté) que les gamètes et les zoospores des Oedogoniales.

ils seraient pourvus, en outre, de vacuoles contractiles, inexistantes dans les zoospores.

Le gamète femelle des *Œdogonium* est une grosse oosphère immobile.

LES GAMÈTES DES PHÉOPHYCÉES

Les éléments reproducteurs sont, chez les termes les moins élevés de la série des Phéophycées, des cellules plus ou moins régulièrement piriformes, pourvues de deux flagelles insérés latéralement et de longueur inégale : l'un, dirigé vers l'avant, est approximativement deux fois plus allongé que l'autre, dirigé vers l'arrière ; au voisinage du point d'insertion des flagelles est un plaste chlorophyllien muni d'un stigma et, dans le cytoplasma, sont suspendus, parfois, d'autres plastes et, toujours, des globules d'huile et des inclusions tanoïdiques. Ces éléments reproducteurs avec flagelles insérés latéralement, disposition ébauchée déjà chez *Volvox*, sont dits *pleurocontés* (πλευρος = côté), par opposition aux éléments à flagelles apicaux, dits *acrocontés* (ακρος = sommet).

Les gamètes des Ectocarpales.

Des cellules reproductrices du type que l'on vient de définir sont formées chez les Phéophycées les moins évoluées, celles qui constituent le groupe des Ectocarpales, au sein de grandes cellules spéciales (*sporanges*) dont le contenu se partage suivant deux modes principaux. Dans certains de ces sporanges, *le noyau se divise un grand nombre de fois sans qu'aucune cloison se dessine dans le cytoplasma* ; quand les divisions nucléaires sont arrêtées, des surfaces de séparation apparaissent autour et à quelque distance de chaque noyau ; le contenu du sporange se résout alors en autant de cellules pleurocontées qu'il contient de noyaux. A ces sporanges jamais cloisonnés, on réserve le nom de *sporanges uniloculaires*.

Dans d'autres sporanges, des parois analogues à celle qui enveloppe tout l'organe se forment plus ou moins précocement entre les noyaux ; quand les divisions nucléaires sont achevées, le sporange, appelé *sporange pluriloculaire*, se trouve subdivisé en un assez grand nombre de logettes dont chacune est limitée par une cloison rigide ; dans chacune de ces petites loges se forme isolément une cellule pleurocontée.

Or, on peut admettre que, d'une manière générale, les éléments pleurocontés formés par les sporanges uniloculaires reproduiront *directement* un appareil végétatif ; ces sporanges sont donc des organes de multiplication asexuée, générateurs de zoospores. Au contraire, les cellules mobiles formées dans les sporanges pluriloculaires participeront à un phénomène de fécondation et se comporteront, par conséquent, comme des gamètes.

Chez certaines Ectocarpales peu évoluées, chez les *Ectocarpus* tels qu'*Ectocarpus siliculosus*, les zoospores et les gamètes présentent tous approximativement la même forme, la même structure et la même dimen-

sion (fig. 330). Du point de vue morphologique, ces plantes peuvent être considérées comme *isogames*.

Chez des Ectocarpales plus évoluées, chez *Giffordia secunda*, par exemple, il existe deux sortes de sporanges pluriloculaires. Les uns sont subdivisés en loges assez volumineuses, les autres en logettes. Les cellules formées dans ces deux sortes d'organes présentent la même forme générale et à peu près la même structure : ce sont des cellules piriformes, munies de deux flagelles latéraux. Mais celles qui se sont constituées dans des sporanges à grands compartiments renferment plusieurs plastes discoïdes et présentent une taille élevée ; au contraire, les gamètes façonnés dans les logettes sont petites et ne possèdent qu'un seul plaste. Les sporanges à logettes sont ainsi considérés comme des anthéridies, ceux à loges comme des oogones. Il en est sensiblement de même chez *Nemoderma tingitana*, dont les gamètes mâles et femelles sont représentés par la fig. 319 ; les gamètes mâles de cette Algue, de petite taille et pourvus d'un minuscule phéoplaste avec point rouge, annoncent déjà les spermatozoïdes des Cutleriales et des Fucales. Dans la série des Phéophycées, ces cas paraissent comparables à celui de *Chlamydomonas monadina* dans la série des Volvocales.

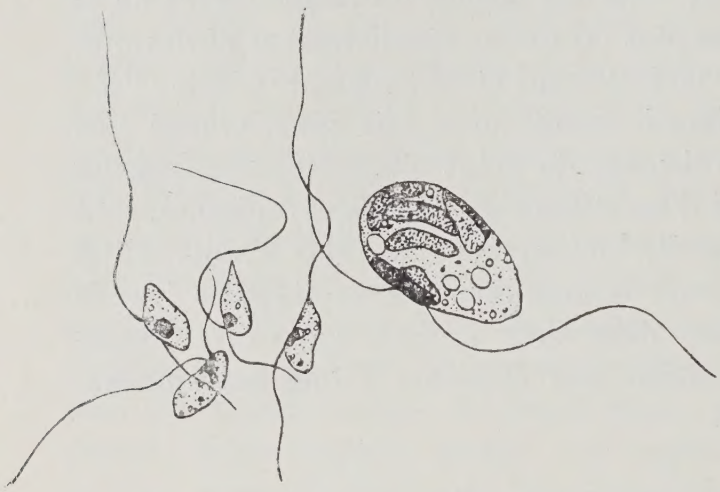


Fig. 319. — Gamètes mâles et gamète femelle de *Nemoderma tingitana* (d'après Kuckuck, 1912).

Les gamètes des Cutlériales.

L'hétérogamie est plus accusée encore chez les Cutlériales, Phéosporées assez évoluées, dont *Zanardinia collaris* et *Cutleria multifida* peuvent être pris pour types. Chez ces plantes, on observe des sporanges pluriloculaires (oogones), à grosses loges, et d'autres (anthéridies) à logettes. De chaque loge des premiers sortent de grandes cellules, longues d'environ 26 μ sur 15 μ de large (Kuckuck), pourvues de nombreux plastes, de mul-

Fig. 320. — Gamètes femelles et gamètes mâles de *Cutleria multifida*. Remarquer l'insertion des flagelles au niveau du stigma porté par un des grands phéoplastes des gamètes ♀, par le minuscule phéoplaste des gamètes ♂ (d'après Kuckuck. 1896).

tiples inclusions et de deux flagelles insérés au voisinage d'un plaste pourvu d'un stigma. De chaque logette des anthéridies, sortent des cellules longues d'environ 6 μ sur 3 μ de large, de même forme, également pourvues de deux flagelles, mais beaucoup plus petites et ne contenant qu'un seul plaste (fig. 320). Ce cas est, semble-t-il, dans la série des Phéophycées, comparable à celui des *Eudorina* dans la série des Volvocales, ou à celui des *Aphanochæte* dans la série des Ulothricales.

Les gamètes des Fucales.

Enfin, chez les Fucales, Phéophycées très évoluées, l'hétérogamie est réalisée au maximum. Les gamètes femelles, ou *oosphères*, sont de volumineuses cellules sphériques, chargées de plastes et d'inclusions tanoïdiques, (fig. 321, *1*) formées, en nombre variable, à l'intérieur d'un oogone. Les gamètes mâles sont produits dans des anthéridies, cellules allongées dont

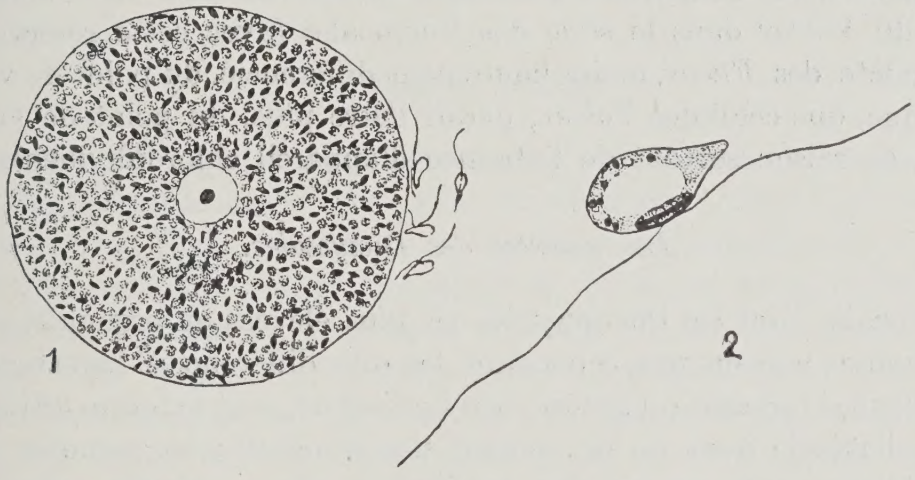


FIG. 321. — 1. Oosphère de *Fucus* (coupe passant par le centre) : autour du noyau, central, le cytoplasme est occupé par d'innombrables phéoplastes et vacuoles tanoïdiques (cf. fig. 68, *2*) ; à côté de l'oosphère et à la même échelle, ont été figurés quatres spermatozoïdes. — 2. Spermatozoïde de *Fucus*, figuré à un fort grossissement ; les flagelles sont insérés au voisinage du chromoplaste (stigma) porteur d'une aiguille de carotène (figurée en noir) ; le noyau n'est pas teinté ; le cytoplasme est figuré en pointillé ; il contient, au voisinage du noyau, quelques mitochondries et quelques vacuoles (cf. fig. 73, *5* et *6*).

le noyau subit 6 divisions successives en même temps que les plastes chlorophylliens deviennent minuscules (cf. p. 137), puis élaborent une petite quantité de carotène et se transforment ainsi en chromoplastes (MANGENOT) ; un de ces chromoplastes est affecté à chacun des 64 noyaux résultant des 6 séries consécutives de mitoses ; à quelque distance et autour de chacun de ces groupements d'un noyau et d'un chromoplaste, des clivages se produisent dans le cytoplasma, qui isolent ainsi 64 cellules. Chacune de ces cellules devient peu à peu un microgamète qui, selon certaines estimations, serait 30.000 fois plus petit que l'oosphère et présente l'aspect piriforme, avec les deux flagelles latéraux, caractéristiques des cellules reproductrices mobiles des Phéophycées. La structure de ces gamètes des *Fucus* a été l'objet de nombreuses controverses : RETZIUS et MEVES ont

soutenu, en effet, que ces cellules étaient presque exclusivement constituées par le noyau, auquel était accolé un « Nebenkern » formé par la confluence des divers éléments du chondriome ; mais les résultats obtenus par ces zoologistes ont été critiqués par KYLIN et MANGENOT ; ces auteurs, précisant d'anciens travaux de GUIGNARD, ont montré que le spermatozoïde des *Fucus* contient un noyau relativement volumineux autour duquel sont inclus, dans une couche mince de cytoplasma, de minuscules inclusions tanoïdiques, quelques mitochondries, enfin, dernier vestige de l'appareil chlorophyllien ancestral, un plaste à carotène, comparable (cf. p. 137 et fig. 73, *5* et *6*) au stigma des autres Algues brunes (fig. 321, *2*) Bien que son noyau soit relativement plus volumineux, par rapport au cytoplasma, que celui des gamètes mâles ou des zoospores des Phéophycées moins évoluées, le spermatozoïde des Fucales est manifestement construit sur le même plan que ceux-ci. On s'accorde, enfin, pour admettre que chacun de ses flagelles est inséré sur un très petit mastigosome granuleux. Ce cas correspond sensiblement, dans la série des Phéophycées, à celui du *Volvox* dans la série des Volvocales (avec cette réserve que le microgamète des *Fucus*, moins hautement différencié, du point de vue morphologique, que celui des *Volvox*, paraît l'être plus, du point de vue cytologique, en raison surtout de l'absence d'appareil chlorophyllien).

Les gamètes des Dictyotales.

Les Fucales sont les Phéophycées les plus élevées en organisation, mais leurs gamètes ne sont pas, cependant, les plus différenciés. Les Dictyotales, Algues brunes formant un groupe très homogène, sont le terme ultime d'une lignée collatérale dont on ne connaît pas le début ; les gamètes femelles de ces Algues sont, comme chez les Fucales, des oosphères, volumineuses et immobiles, formées, en nombre variable, à l'intérieur d'un oogone. Les gamètes mâles sont de très petites cellules incolores, piriformes, *et ne possédant plus qu'un seul flagelle.* Il semble que l'évolution des gamètes ♂ ait suivi, ici, le même chemin que chez les Rhodophycées ; mais elle n'a pas été aussi loin : l'appareil locomoteur s'est réduit ; il n'a pas disparu.

L'orthogenèse des gamètes se présente donc, chez les Algues brunes, avec des caractères absolument comparables, d'une manière générale, à ceux qu'elle présente dans les séries des Volvocales et des Ulothricales-Rhodophycées.

LES GAMÈTES DANS LA SÉRIE DES ARCHÉGONIATES

Les Archégoniates (1) comprennent l'ensemble des Végétaux les plus élevés en organisation : Bryophytes, Ptéridophytes et Phanérogames. Ils sont essentiellement caractérisés par leur appareil femelle ou *archégone.*

1. Ce terme, dû à GŒBEL (1882), est pris ici dans un sens plus large que celui qu'avait conçu son auteur : GŒBEL ne groupait, en effet, parmi les *Archegoniatae*, que les Bryophytes, les Ptéridophytes et les Gymnospermes.

L'archégone est, *primitivement*, un organe plus ou moins semblable à un ballon à long col dont la paroi serait formée par une assise de cellules. Dans la partie renflée de cet appareil est logé le macrogamète ou oosphère ; dans le col est sécrété du mucilage, à travers lequel le microgamète cheminera pour atteindre la cellule femelle. Ce type primitif n'est réalisé que chez les Bryophytes. A mesure que l'on considère des Archégoniates plus élevées en organisation, on constate une réduction de ces parties externes de l'archégone. Le col, très long chez les Bryophytes, est plus court chez les Ptéridophytes ; il est réduit à une seule assise de cellules chez les Gymnospermes, sauf chez *Gnetum* et *Welwitschia*, où il ne se forme pas, et, peut-être, à deux cellules (*synergides*) chez les Angiospermes, sauf dans un genre (*Plumbagella*), où ces cellules n'existent plus. L'enveloppe de l'oosphère disparaît beaucoup plus tôt dans la série : déjà chez les Ptéridophytes, le macrogamète, surmonté par le col, est directement entouré par les cellules végétatives banales du prothalle.

On envisagera successivement le *gamète femelle*, puis le *gamète mâle* des Archégoniates.

Le gamète femelle.

Le gamète femelle des Archégoniates est une cellule de forme plus ou moins régulièrement globuleuse. Elle est dépourvue, sauf, peut-être chez certaines Bryophytes inférieures, de plastes chlorophylliens ; l'oosphère est, en effet, rigoureusement immobile et, fixée sur la plante-mère, elle reçoit de celle-ci tous les matériaux nutritifs qui lui sont nécessaires. Sa structure varie suivant les groupes ; chez la plupart des Bryophytes et chez les Ptéridophytes, elle possède un cytoplasme dense, tenant en suspension un noyau central relativement petit, un chondriome homogène, formé d'éléments granuleux ou de courts bâtonnets, et de minuscules vacuoles (Emberger, Motte). Chez les Charophytes (plantes que l'on envisagera ici, bien qu'elles ne soient pas de vraies Archégoniates), l'oosphère, de forme ovoïde allongée, présente un noyau assez petit,situé à la partie basale de la cellule, et, dans un cytoplasme dense, un chondriome formé de mitochondries et de très longs chondriocontes ayant élaboré chacun un ou deux volumineux grains d'amidon (Mirande, Mangenot).

Chez les Gymnospermes (*Gnetum* et *Welwitschia* exceptés), l'oosphère est une *énorme cellule* ovoïde contenant, dans un cytoplasme dense, *une grande quantité de matériaux nourriciers*, surtout, semble-t-il d'après certaines indications concernant les Conifères (Strasburger, Blackman, Chamberlain), des vacuoles à contenu protéique ; ces grandes dimensions, cette abondance des éléments deutoplasmiques font du gamète femelle des Gymnospermes celui de tous les Végétaux qui présente les plus grandes ressemblances avec l'ovule des Animaux. D'autre part, l'oosphère des Gymnospermes mûrit assez lentement et l'on peut ainsi observer avec facilité les transformations dont elle est alors le siège : d'abord très petite et semblable aux autres cellules du prothalle, elle grandit rapidement jusqu'à prendre l'énorme dimension qui la caractérise. Pendant ce temps,

le gamète femelle reçoit, par l'intermédiaire des cellules qui l'environnent (tapis archégonial), une grande quantité d'éléments nourriciers ; à cet effet, l'oosphère est en contact, par de très larges ou de très nombreux plasmodesmes, avec des cellules environnantes : d'après Ikeno (1898) et Chamberlain (1906), le cytoplasme de l'oosphère s'engage même largement, chez les Cycadacées, dans ces plasmodesmes, formant ainsi de véritables suçoirs qui pénètrent dans le cytoplasma des cellules du tapis.

Les changements qui, pendant la maturation, se déroulent dans le noyau, signalés d'abord par Strasburger, ont été, par la suite, souvent décrits (*Pinus sylvestris*, Blackman, 1898 ; *Ginkgo biloba*, Ikeno, 1901 ; *Dioon*, Chamberlain, 1906 ; etc...) : le noyau, primitivement situé au pôle supérieur de la cellule, et qui paraît alors très petit, car son volume ne s'est pas accru dans les mêmes proportions que celui du cytoplasma, se divise ; chez les Pinacées, une cloison se forme entre les deux noyaux-fils, séparant ainsi l'oosphère en deux éléments très inégaux : une partie inférieure, l'oosphère définitive, énorme ; une partie supérieure, lenticulaire, très petite, située immédiatement sous les cellules du col : la cellule dite « cellule ventrale du canal » (considérée comme vestige de la cellule du canal archégonial des Ptéridophytes). Dans la plupart des cas, cette cellule subit une désorganisation plus ou moins rapide ; mais, parfois, chez *Pinus* et chez *Ginkgo*, elle subsiste jusqu'à la fécondation et son noyau subit les mêmes modifications — celles qui vont être indiquées — que présente le noyau de l'oosphère (Chamberlain, 1899 : *Pinus Laricio*) : d'où il semble que l'on puisse adopter la conception de Blackman, selon laquelle la cellule ventrale du canal représenterait une oosphère le plus souvent abortive. Quand la division donnant naissance à ces deux cellules est achevée, le noyau de l'oosphère définitive quitte sa position apicale et descend vers le centre du gamète femelle ; pendant cette descente, son volume augmente, très rapidement, d'une manière extrêmement considérable ; en même temps qu'il devient énorme (chez certaines Cycadacées, son diamètre peut atteindre alors 500 μ), ce noyau se remplit d'une substance qualifiée par Strasburger, puis par Blackman, par Chamberlain (*Pinus*) et par Ikeno (*Ginkgo*), de « métaplasmatique » : cette matière apparaît, dans les coupes colorées d'objets fixés, sous forme d'une masse granuleuse, d'abord acidophile et nettement distincte de la chromatine ; mais, peu à peu, cette distinction s'efface et, quand la « maturation » du noyau est achevée, il semble que celui-ci soit rempli d'un réseau régulier de chromatine.

Chez *Gnetum* et *Welwitschia*, les dispositions affectées par les gamètes femelles paraissent extrêmement singulières et appellent de nouvelles recherches. Chez *Gnetum*, on sait, depuis les travaux de Karsten, que le prothalle femelle est en partie constitué par une masse continue de cytoplasma renfermant de nombreux noyaux disséminés ; chacun de ces noyaux, au moins au voisinage du pôle micropylaire, pourrait fonctionner comme noyau sexuel femelle. Chez *Welwitschia*, il résulte des observations incomplètes de Pearson que le prothalle contient d'abord, comme chez *Gnetum*, dans un cytoplasme non cloisonné, de nombreux noyaux ; puis des cloisons

se forment, délimitant des cellules multinucléées ; dans la région voisine du micropyle, ces cellules multinucléées fonctionneront comme éléments sexuels femelles. Il en est peut-être de même chez *Gnetum Ula* (Lotsy).

Chez les Angiospermes, enfin, l'oosphère est une cellule prothallienne d'aspect banal. Elle contient de grandes vacuoles, entourées d'une mince couche de cytoplasma dans laquelle sont suspendues des mitochondries et un noyau ne présentant aucun caractère spécial (Guignard ; observations inédites de Mlle G. Py) sauf, souvent, un volume particulièrement élevé. Chez la plupart des Angiospermes, l'oosphere est flanquée des deux cellules appelées *synergides*, qui présentent la même structure qu'elle ; dans certains cas, d'ailleurs, les synergides se comportent, au moment de la fécondation, comme gamètes femelles.

Le gamète mâle.

Chez les Archégoniates les plus inférieures, c'est-à-dire chez les Bryophytes et les Lycopodiales, on retrouve, dans les gamètes mâles, des vestiges plus ou moins altérés du type ancestral réalisé chez les Algues vertes (Volvocales et Ulothricales). Ces gamètes sont, en effet, toujours entraînés par deux flagelles insérés à l'extrémité antérieure. Chez les Archégoniates supérieures, au contraire, rien ne subsiste plus de ce type primitif. On étudiera successivement les gamètes des Archégoniates inférieures, puis ceux des Archégoniates supérieures.

Les microgamètes des Bryophytes et des Lycopodiales.

On envisagera d'abord leur *forme*, ensuite leur *structure* et leur *genèse*.

Formes. — C'est chez les Lycopodiales (genres *Lycopodium* et *Selaginella*) que les modifications du type primitif réalisé chez les Algues vertes sont, en apparence, les moins profondes. D'après les travaux, déjà anciens, de Treub et de Bruchmann, il semble que les gamètes ♂ des *Lycopodium* soient des cellules aplaties et légèrement tordues en hélice, mais à contour elliptique, et rappelant assez nettement, avec leurs deux flagelles insérés à une extrémité, les microgamètes des Volvocales ou des Ulothricales. Ces cellules sont dépourvues de chloroplastes ; mais on ne sait rien de plus concernant leur structure ; celle-ci n'est donc, en réalité, pas connue.

Les microgamètes des *Selaginella* sont des éléments incolores, en forme de massue très effilée, pourvus, à leur extrémité pointue, de deux longs flagelles. Leur aspect rappelle un peu, semble-t-il, celui des spermatozoïdes de *Volvox*, sauf que leurs flagelles sont exactement apicaux, et qu'ils sont tout à fait démunis de chlorophylle.

Chez certaines Bryophytes inférieures (*Marchantia*), les microgamètes sont assez semblables à ceux des Sélaginelles ; ce sont des éléments, affectant à peu près la forme d'une massue très élancée,pourvus de deux flagelles à leur extrémité pointue ; mais cette longue et fine cellule présente une ou deux courbures fortement marquées.

Chez les Bryophytes plus évoluées, et notamment chez les Mousses, ces courbures vont s'accentuant, à mesure que le spermatozoïde s'allonge et s'effile : ce dernier offre alors généralement l'aspect d'un mince ruban vermiforme contourné en trois ou quatre tours d'une spire peu serrée. A une extrémité, sont insérés les deux longs flagelles ; à l'autre bout, est attachée une petite masse arrondie ou ovoïde.

Structure et genèse. — La structure des spermatozoïdes des Lycopodiales n'a jamais été étudiée. Celle des spermatozoïdes des Bryophytes a été l'objet, jusqu'à une date très récente, de recherches approfondies de la part d'assez nombreux cytologistes. Mais cette étude s'est révélée excessivement difficile du point de vue technique. Les spermatozoïdes paraissent être des cellules d'une exceptionnelle fragilité ; leur examen sur le vivant, avec ou sans colorants vitaux, est très délicat ; quant aux techniques de fixation et de coloration, elles ne donnent, à peu près constamment, que des images certainement défectueuses. C'est pourquoi la structure des spermatozoïdes des Bryophytes est encore très mal connue ; de nombreuses interprétations ont été données de l'architecture de ces microgamètes, sans qu'aucune paraisse répondre pleinement à la réalité : toutes ces descriptions n'ont fait que souligner l'intérêt que présente la structure de ces cellules profondément différenciées, dans lesquelles noyau, chondriome et vacuoles affectent des dipositions très particulières.

Les cytologistes qui ont étudié la spermatogenèse chez les Bryophytes (Mousses ou Hépatiques) sont généralement d'accord en ce qui concerne la structure des cellules spermatogènes, c'est-à-dire des cellules qui se multiplient dans l'anthéridie immature et y forment plusieurs générations successives ; selon Motte, ces cellules possèdent, au début du développement de l'anthéridie, un chondriome fait de petits chloroplastes filamenteux et de mitochondries. Dans les cellules spermatogènes des premières générations, ces petits plastes perdent leur chlorophylle, se fragmentent et finissent par se confondre avec les mitochondries. Les cellules spermatogènes des dernières générations possèdent ainsi, dans un cytoplasme dense, pourvu de quelques petites vacuoles, un chondriome homogène, exclusivement formé de très fines mitochondries, et un noyau pourvu d'un gros nucléole, noyau dont le volume tend, dès lors, à augmenter par rapport à celui du cytoplasme. On admet généralement que les caryocinèses auxquelles les générations successives de cellules spermatogènes, jusqu'à l'avant-dernière génération, doivent leur naissance, s'effectuent, suivant la règle presque constante chez les Archégoniates (p. 257), sans le concours de centrosomes. Mais, en ce qui concerne la dernière série caryocinétique, celle dont vont résulter les *spermatides*, c'est-à-dire les cellules destinées à se métamorphoser en spermatozoïdes, l'accord ne règne plus : Ikeno, Allen, Sharp, Gavaudan signalent que cette mitose ultime s'effectue, chez toutes les espèces étudiées par eux (*Marchantia polymorpha*, *Blasia pusilla*, *Polytrichum juniperinum*), avec le concours d'un centrosome plus ou moins volumineux, mais toujours très net, à chaque pôle du fuseau ; Motte, au contraire, soutient, après avoir étudié de nombreuses espèces d'Hépa-

tiques et de Mousses (notamment *Marchantia polymorpha* et *Polytrichum formosum*), que cette caryocinèse se déroule, comme les précédentes, sans le concours de centrosomes.

Quels que soient les caractères de cette mitose ultime, les cellules, appelées *spermatides*, auxquelles elle donne naissance, vont se transformer peu à peu en spermatozoïdes. Ces transformations, particulièrement complexes, ont été étudiées par de très nombreux auteurs. Les résultats auxquels sont parvenus, indépendamment les uns des autres, Motte (1928) chez des Mousses et des Hépatiques, Chalaud (1929, 1930, 1931) et Gavaudan (1930) exclusivement chez des Hépatiques, sont les plus complets qui aient été obtenus à la suite d'études de ce genre; ce sont aussi les plus récents ; peut-être méritent-ils donc plus de créance que les conclusions, d'ailleurs contradictoires, émises dans les mémoires plus anciens (Ikeno, Woodburn, Walker, etc...), conclusions souvent inconciliables avec certaines des données les plus sûres de la cytologie moderne. Négligeant ces études anciennes, on n'envisagera, par conséquent, que les travaux récents.

La spermatide des Mousses (Bryales diverses) étudiées par Motte, présente, d'après cet auteur, la structure suivante : dans un cytoplasme dense, elle renferme quelques vacuoles sphériques, quelques mitochondries et un noyau *homogène*, duquel a disparu tout vestige de nucléole. Cette cellule devient peu à peu globuleuse, tandis que le noyau, d'abord central, se dispose latéralement (fig. 322, *1*). Les mitochondries paraissent alors être à la fois plus grosses et moins nombreuses ; ce processus va s'accentuant rapidement et, finalement, ne subsiste plus, dans la spermatide en voie de métamorphose, qu'un corps *unique*, offrant l'aspect d'un grain assez volumineux et présentant les caractères d'un élément mitochondrial (fig. 322, *5*). Motte admet que ce gros grain résulte de la fusion graduelle des mitochondries et constitue un chondriome condensé, un « corps mitochondrial », comparable au « Nebenkern » décrit dans les spermatozoïdes de nombreux Insectes. La nature mitochondriale de ce corps, souvent aperçu et très diversement interprété (« Nebenkörper » d'Arens, « limosphère » de Wilson, plaste de Sapehine, etc...), est, d'ailleurs, démontrée par ce fait qu'il ne tarde pas à former un ou plusieurs grains d'amidon (fig. 322, *6*).

Puis le noyau s'allonge, s'étire contre la surface de la cellule et, pendant un certain temps, il ne fixe plus les colorants ; il devient momentanément invisible. Peu après, d'ailleurs, il présente de nouveau son affinité normale pour les colorants et continue de s'étirer jusqu'à former un tour de spire, tandis que l'amidon disparaît, plus ou moins rapidement, du corps mitochondrial (fig. 322, *7*). A la surface du cytoplasma, les flagelles se différencient peu à peu. Pendant ce temps, les vacuoles s'étaient, comme les chondriosomes, fusionnées en un seul élément très avide de rouge neutre, que Motte compare à l'acroblaste des spermatides animales ; puis cette unique vacuole se fragmente et finit par disparaître. Au cours de toute cette évolution, des vésicules se sont formées, peu à peu, dans le cytoplasme et ont conflué, au point que ce dernier a été presque complètement

éliminé. Après toutes ces transformations, le spermatozoïde, définitivement façonné, offre la structure suivante : un noyau homogène très allongé, disposé en une courte spirale, portant, à son extrémité antérieure, deux flagelles, et, vers son extrémité postérieure, le corps mitochondrial, parfois pourvu encore de quelques grains d'amidon (fig. 322, *10*).

Motte a moins longuement étudié le spermatozoïde des Hépatiques ; il lui assigne, cependant, une structure très différente de celle qu'il décrit pour celui des Mousses. Le spermatozoïde des Hépatiques comprendrait un noyau homogène, spiralé, portant, vers son extrémité postérieure, un

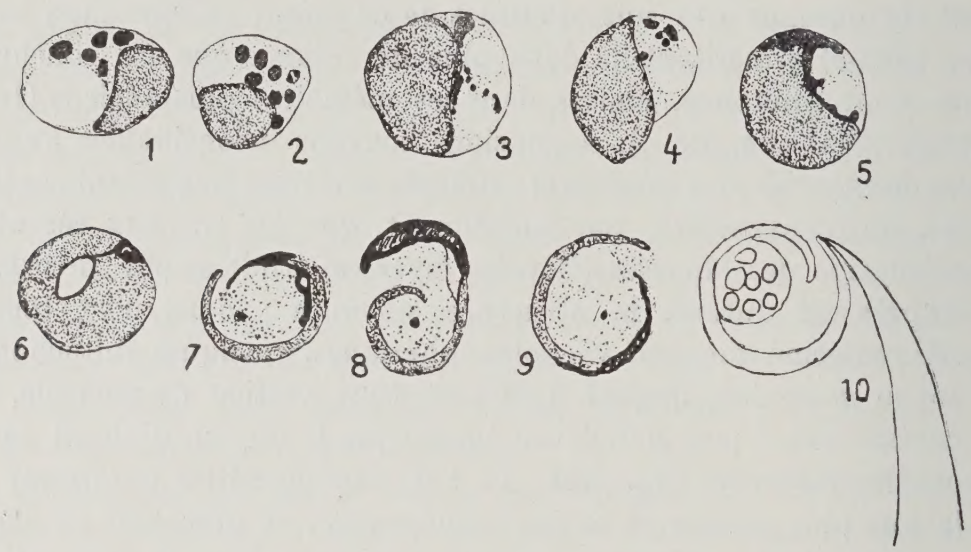


Fig. 322. — Formation du spermatozoïde des Mousses. — 1,2, spermatozoïdes de *Mnium punctatum*, au début de leur évolution ; 3, 4, 5, suite de l'évolution ; les mitochondries (grains figurés en noir) se fusionnent en un corps unique ; 6, le « corps mitochondrial » résultant de la fusion des mitochondries élabore un grain d'amidon (sous forme d'une vésicule incolore) ; 7, le noyau s'étire et le corps mitochondrial, duquel l'amidon disparaît, coiffe la partie postérieure du croissant nucléaire ; 8, 9, suite de cette évolution ; le corps mitochondrial (figuré en noir) prolonge, à sa partie postérieure, le noyau étiré. — Les figures 1 à 9 ont été dessinées d'après des préparations, colorées à la fuchsine acide-vert de méthyle, d'objets fixés par le liquide de Regaud ; les éléments mitochondriaux (en rouge dans la préparation) sont figurés en noir ; le noyau (en vert dans la préparation) est figuré en pointillé dense ; le cytoplasme (en vert pâle dans la préparation) est figuré en pointillé lâche. — 10, spermatozoïde mûr de *Mnium punctatum*, observé, *in vivo*, dans une solution de rouge neutre ; à la partie antérieure de la spire nucléaire sont insérés les deux flagelles ; à la partie postérieure, on distingue le « corps mitochondrial », vésiculisé et contenant quelques grains d'amidon (d'après Motte, 1928).

corps mitochondrial, de même origine que celui des Mousses, et, à son extrémité antérieure, un long « capuchon » fait d'une substance avide de fuchsine acide, capuchon dont la pointe est le lieu d'insertion des deux flagelles : Motte ne sait quelle signification attribuer à ce corps fuchsinophile : il inclinerait à le considérer comme un « blépharoplaste », mais comme un « blépharoplaste » sans aucune relation avec des centrosomes, corpuscules dont l'auteur, on le sait, soutient l'absence au cours de toutes les divisions spermatogènes, y compris la dernière. Mais ces interprétations de Motte ont été critiquées par Gavaudan et par Chalaud ; l'un et l'autre admettent que le prétendu « corps mitochondrial » est, en réalité, un chon-

driosome élaborateur d'amidon ; les observations de CHALAUD sur *Lunularia* sont particulièrement suggestives à ce point de vue ; quant au « capuchon » antérieur, il semble bien, comme l'a montré CHALAUD, qu'il représente un « blépharoplaste », c'est-à-dire un mastigosome plus ou moins allongé, sur lequel les flagelles sont insérés en deux points relativement distants (fig. 323).

Que conclure de ces descriptions compliquées ? Il semble certain que le spermatozoïde des Mousses et des Hépatiques est essentiellement un long noyau spiralé, pourvu de flagelles à son extrémité antérieure ; la présence d'un plaste amylogène vers son extrémité postérieure, présence constatée à la fois chez les Mousses et chez les Hépatiques, peut aussi être admise. Mais nos connaissances s'arrêtent là. Qu'est ce corps fuchsinophile, observé dans le spermatozoïde des Hépatiques, inaperçu ou absent dans celui des Mousses ? S'agit-il d'un mastigosome ? Sans doute faut-il répondre par l'affirmative, comme l'a fait CHALAUD ; la présence d'un mastigosome est, d'ailleurs, très générale, non seulement chez les Végétaux (on en a cité des exemples en étudiant le gamète des *Polytoma* et le spermatozoïde des *Fucus*, et, dans un instant, d'autres exemples seront indiqués), mais encore chez les Animaux ; il est même difficile d'admettre qu'un matigosome soit présent seulement chez les Hépatiques et non chez les Mousses.

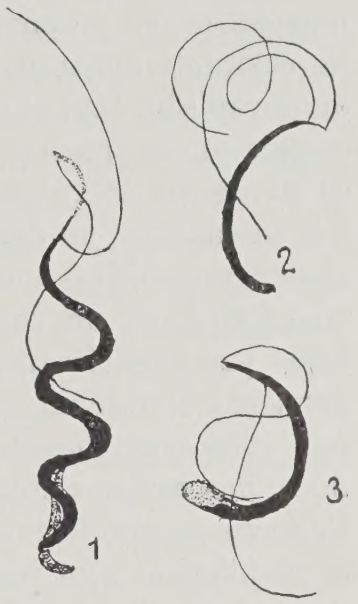


FIG. 323. — Spermatozoïdes des Hépatiques. — 1, spermatozoïde de *Riccardia* (d'après STEIL, 1923) ; 2, 3, spermatozoïdes de *Lunularia cruciata* (d'après CHALAUD, 1931). Remarquer le point d'insertion différent des flagelles et (en 1 et en 3) le résidu cytoplasmique à la partie postérieure du spermatozoïde.

Les microgamètes des Equisétales, Filicales et Cycadales.

Formes. — A. Les gamètes mâles des Filicales, et des Equisétales sont essentiellement constitués par une partie filiforme enroulée en une spirale conique comprenant de multiples tours ; cette spirale est garnie de très nombreux flagelles, étroitement juxtaposés, sur ses premiers tours antérieurs ; son extrémité postérieure est plus ou moins renflée (fig. 149, *h*) et, peut même former une vésicule assez volumineuse.

B. Quant aux gamètes mâles des Cycadales, ce sont des cellules de grande taille, en forme de cône surbaissé, garnies, sur leur moitié antérieure, à partir du sommet, de très nombreux flagelles insérés suivant quatre ou cinq tours de spire.

Les microgamètes des Ptéridophytes et des Cycadales sont donc caractérisés par la présence de multiples flagelles insérés, suivant une spirale, autour de la partie antérieure du spermatozoïde.

Structure. — La structure des spermatozoïdes des Ptéridophytes a été

étudiée par de nombreux cytologistes. Les travaux de Belajeff (1888) et de Guignard (1889) ont établi que la partie filiforme spiralée est essentiellement constituée par le noyau, tandis que la vésicule est faite de cytoplasme. Les recherches plus récentes, celles de Sharp notamment, ont grandement précisé ces conclusions. Des recherches de Sharp sur les spermatozoïdes d'*Equisetum arvense* (1912) se dégagent (fig. 149) les conclusions suivantes.

Les premières mitoses des cellules spermatogènes ont lieu, comme il est de règle chez les Ptéridophytes, sans le concours de centrosomes. Mais, au moment où va commencer la dernière mitose, un grain fixant intensément les colorants apparaît, dans le cytoplasme de chaque cellule, au voisinage du noyau (fig. 149, *a*) ; ce grain, auréolé de stries rayonnantes, se comporte comme un centrosome ; pendant la prophase de cette dernière mitose, il se subdivise (fig. 149, *b*) et chacun de ces centrosomes-fils va occuper (fig. 149, *c*), à la métaphase, un des pôles du fuseau (fig. 149, *d*), puis subsiste à côté de chaque noyau-fils, donc dans chaque spermatide ; ce centrosome s'est alors transformé en un corps en forme d'anneau (fig. 149, *e*). Cet anneau ne tarde pas à se fragmenter en grains qui se disposent côte à côte, de manière à former un cordon moniliforme ; au niveau de chacun d'eux apparaît alors une ébauche de flagelle (fig. 149 *f*) ; le centrosome fonctionne donc désormais comme mastigosome ; il devient un filament lisse qui s'allonge en spirale, en même temps que le noyau s'étire ; d'un bout à l'autre de ce filament sont insérés, côte à côte, les flagelles, dont la longueur augmente peu à peu (fig. 149, *g*). Le volume du cytoplasme diminue, mais reste toujours appréciable. Finalement, le spermatozoïde se trouve constitué, avec son noyau spiralé, doublé, sur ses premiers tours antérieurs, par le mastigosome porteur des flagelles, et enrobé dans un reste de cytoplasme, surtout abondant à sa partie postérieure (fig. 149, *h*).

Sharp a étudié, en 1914, la spermatogenèse d'une autre Ptéridophyte, une Hydroptéridinée : *Marsilia quadrifolia*, et obtenu des résultats parfaitement concordants avec ceux de ses recherches sur *Equisetum*, résultats qui, en outre, précisent et confirment ceux obtenus par Shaw à la suite de ses études déjà anciennes (1898) sur les « blépharoplastes » de *Marsilia*.

Les spermatides de *Marsilia* sont au nombre de seize, résultant de quatre séries de mitoses spermatogènes. Les deux premières séries de mitoses se déroulent sans l'intervention de centrosomes ; les mitoses de la troisième série ont lieu avec le concours d'un centrosome qui disparaît à la télophase. Mais de nouveaux centrosomes sont présents dans chacune des dernières cellules spermatogènes et occupent les pôles du fuseau de la dernière caryocinèse ; ils s'y transforment en anneaux, qui se fragmentent dans le cytoplasme des spermatides ; les morceaux de ces centrosomes s'alignent, comme chez *Equisetum*, de manière à former un long filament le long duquel s'étire le noyau ; les flagelles naissent et restent insérés sur ce dérivé centrosomien (mastigosome).

Les travaux de Sharp portent sur une Equisétale et une Hydroptéridinée. La structure des gamètes d'autres Filicales n'a pas fait l'objet d'études

aussi récentes. Si l'on se reporte aux recherches, relativement anciennes, de SHAW, sur *Onoclea* (1898), et de YAMANOUCHI sur *Nephrodium molle* (1908), il semble bien, toutefois, que la spermatogenèse y présente les caractères essentiels qu'a reconnus SHARP à celle des *Equisetum*. D'après YAMANOUCHI, on voit, aux approches de la dernière mitose, deux petits grains très colorables au voisinage du noyau de la cellule-mère des spermatides. A la métaphase de cette dernière mitose, ces grains se placent « au voisinage immédiat » des pôles du fuseau, parfois exactement aux pôles mêmes (1). Chaque spermatide reçoit ainsi un de ces grains ; dans chacune, celui-ci s'allonge, devient un long filament duquel naîtront les flagelles : c'est donc le « blépharoplaste » ou mastigosome ; contre lui s'étire le noyau, qui devient peu à peu, en même temps, une masse homogène, uniformément très colorable. Le noyau forme, en tout, trois tours de spires ; le mastigosome, localisé à l'extrémité antérieure, n'en forme qu'un tour et demi ; à la partie postérieure du spermatozoïde est une vésicule faite de cytoplasma. La concordance entre cette description et celle que SHARP devait donner plus tard de la spermatogenèse d'*Equisetum arvense* est tout à fait remarquable.

Le comportement du chondriome pendant la spermatogenèse des Ptéridophytes (Equisétales et Filicales) n'a fait l'objet que d'une seule étude. EMBERGER, au cours de ses recherches sur l'évolution des plastes chez ces Végétaux, a montré, en effet, que, chez *Adiantum Capillus-Veneris*, les spermatides renferment un ensemble homogène de mitochondries et de très courts chondriocontes. Au cours de la transformation de la spermatide en spermatozoïde, une partie de ces mitochondries vont se disposer, suivant deux rangées parallèles, au contact immédiat de la spirale nucléaire ; le reste du chondriome est dévolu à la vésicule cytoplasmique située à l'extrémité postérieure du spermatozoïde ; là, certains de ces chondriosomes élaborent de l'amidon, grains d'amidon dont la présence, à cet endroit, avait été signalée déjà par GUIGNARD et que l'on peut comparer à l'amidon formé par les spermatozoïdes des Bryophytes.

Les Cycadales et les Ginkgoales (*Ginkgo biloba*) sont des Phanérogames, c'est-à-dire des représentants de Végétaux supérieurs, chez lesquels, pendant très longtemps, l'existence de gamètes mâles mobiles est restée méconnue. En 1896, pour la première fois, HIRASE fit connaître qu'il avait observé, chez *Gingko biloba*, des spermatozoïdes couverts de cils et, en 1897, IKENO et WEBBER signalaient, à leur tour et indépendamment l'un de l'autre, la présence de gamètes mâles analogues, le premier chez *Cycas revoluta*, le second chez *Zamia floridana*.

Chez les Cycadales et le *Ginkgo*, le nombre des spermatozoïdes formés dans l'anthéridie (2) n'est plus que de deux : une seule cellule spermato-

1. Aussi ne comprend-on pas pourquoi YAMANOUCHI se refuse à considérer ces grains comme des centrosomes.

2. Ce n'est pas le lieu de préciser ici ni le mode de germination du grain de pollen des Cycadales, ni la disposition présentée par l'anthéridie dans le tube pollinique ; ces questions seront abordées plus loin (p. 844). Les détails morphologiques qui ne seront pas indiqués dans ce livre pourront être trouvés dans les ouvrages de LOTSY (*Botanische Stammesgeschichte, Bd.* III) et de COULTER et CHAMBERLAIN (*Morphology of the Gymnosperms*).

gène donne naissance, en se divisant une fois, à deux spermatides qui se métamorphoseront en spermatozoïdes. Cette règle ne présente d'exceptions que dans le genre *Microcycas* (*M. calocoma*), où se forment de 16 à 20 spermatozoïdes ; les phénomènes dont sont le siège la cellule spermatogène et les spermatides ont été étudiés, chez *Ginkgo* par Hirase (1894-1898), Webber (1897), Fujii (1898-1900), Miyake (1898), chez *Cycas revoluta* par Ikeno (1898) et Miyake (1906), chez *Zamia floridana* par Webber (1901), chez *Microcycas calocoma* par Caldwell (1907) et D. G. Downie (1928), enfin chez *Dioon edule* (1909) et *Stangeria paradoxa* (1916) par Chamberlain. Ainsi qu'on l'a fait pour l'étude des corps centrosomiens, c'est aux descriptions données par ce dernier savant, les plus récentes, et qui concordent, sur les points essentiels, avec celles de ces devanciers que l'on se référera surtout ici.

Chez toutes ces espèces, la cellule spermatogène renferme, ainsi qu'on l'a déjà indiqué, un noyau sphérique et deux gros centrosomes entourés d'un aster. Cette cellule se divise et donne naissance à deux spermatides. Sans revenir sur les phénomènes dont ces centrosomes sont alors le siège, phénomènes qui ont été décrits en détail plus haut (p. 272), il suffira d'indiquer que le noyau, d'abord plus petit que le centrosome, subit un énorme accroissement de volume; autour de lui, le cytoplasme est réduit à une couche de plus en plus mince, dans laquelle s'allonge le ruban centrosomien (mastigosome) qui, sur toute sa surface supérieure, forme des flagelles (fig. 325, *2*). Finalement, le spermatozoïde achevé se présente extérieurement comme constitué d'une moitié postérieure hémisphérique prolongée par une moitié antérieure en forme de cône surbaissé ; cette moitié antérieure est garnie, suivant une ligne hélicoïdale comprenant ordinairement de cinq à sept tours de spire, de longs flagelles (fig. 324). La structure interne de ce gamète est très simple : il est constitué par un noyau énorme, plus ou moins déprimé juste au dessous du sommet (action dépressive de la spire centrosomienne ?) entouré d'une mince couche de cytoplasme contenant le mastigosome spiralé (fig. 325, *1*). Voici quelques chiffres qui fixent les idées sur l'ordre de grandeur du spermatozoïde et de ses constituants. Les spermatozoïdes de *Zamia*, les plus volumineux de tous, mesurent de 222 à 306 μ de diamètre, de 222 à 332 μ de longueur (axe antéro-postérieur) ; ceux de *Dioon* mesurent environ 230 μ de diamètre et 100 μ de longueur ; ceux de *Cycas* ont de 180 à 210 μ de diamètre ; ceux de *Stangeria* de 160 à 190 μ, ceux de *Microcycas* 90 μ seulement de largeur, ceux de *Gingko*, enfin, les plus petits, de 82 × 49 μ environ ; le diamètre du noyau est toujours proportionnel à celui du spermatozoïde, auquel il n'est pas de beaucoup inférieur ; chez *Stangeria*, par exemple, le diamètre du noyau varie de 130 à 170 μ ; ainsi, la dimension des noyaux ♂ est à peine moins élevée que celle des noyaux ♀ (1). Les spermatozoïdes des Cycadales sont donc parfaitement visibles à l'œil nu.

Les mouvements de ces spermatozoïdes sont très remarquables ; Cham-

1. Chez *Ginkgo*, le noyau du spermatozoïde est dix fois moins gros environ, que le noyau femelle.

BERLAIN les a décrits en détail chez *Dioon edule*. Les flagelles commencent à se mouvoir, dans cette espèce, tandis que les spermatozoïdes, à peine achevés,sont encore attachés l'un à l'autre par toute leur partie postérieure (fig. 324, *1*) ; quand ils sont séparés, ils peuvent nager, pendant plus d'une heure et demie, dans les limites de l'ancienne cellule-mère (cellule dite « du corps »), avant de s'échapper dans le cytoplasme du tube pollinique ; libres

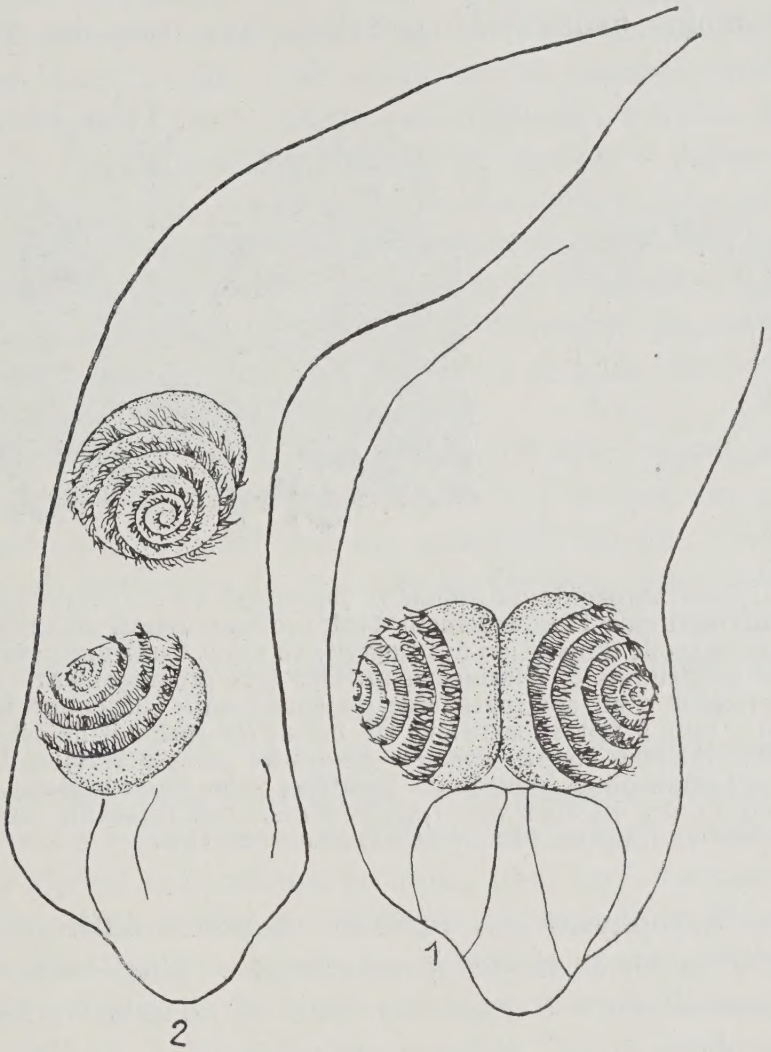


FIG. 324. — Spermatozoïdes de *Cycas revoluta*. — 1, les deux spermatozoïdes, à l'extrémité du tube pollinique, sur l'emplacement de la cellule-mère qui leur a donné naissance ; 2, les deux spermatozoïdes en mouvement dans le tube pollinique (d'après MIYAKE, 1906).

dans ce dernier, les spermatozoïdes s'y déplacent (fig. 324, *2*) d'arrière en avant, tout en tournant autour de leur axe antéro-postérieur, autant que le permet le diamètre du tube ; quand ils heurtent la membrane de celui-ci, ils rétrogradent, puis reviennent en avant. Ce mouvement vers l'avant, accompagné d'une rotation autour de l'axe, se poursuit dans la chambre pollinique, à l'intérieur de la goutte liquide issue du tube éclaté. CHAMBERLAIN insiste sur ce fait que ces déplacements ne sont pas dus seulement aux vibrations des flagelles : les spermatozoïdes présentent, en outre, des mouvements amœboïdes, rythmiques, particulièrement accentués et rapides à leur partie antérieure.

Les spermatozoïdes des Cycadales et de *Ginkgo* sont donc bien différents de ceux des Filicales et des *Equisetum* : ils sont beaucoup plus volumineux ; leur noyau n'est pas spiralé, mais, par contre, est très hypertrophié et la chromatine s'y trouve à l'état diffus ; le cytoplasme forme une couche uniformément mince autour du noyau et du mastigosome. La disposition hélicoïdale de ce dernier serait le seul vestige qui subsiste du type réalisé chez les Ptéridophytes. En un mot, les gamètes mâles des Cycadales et du *Ginkgo* sont moins hautement spécialisés que ceux des Ptéridophytes

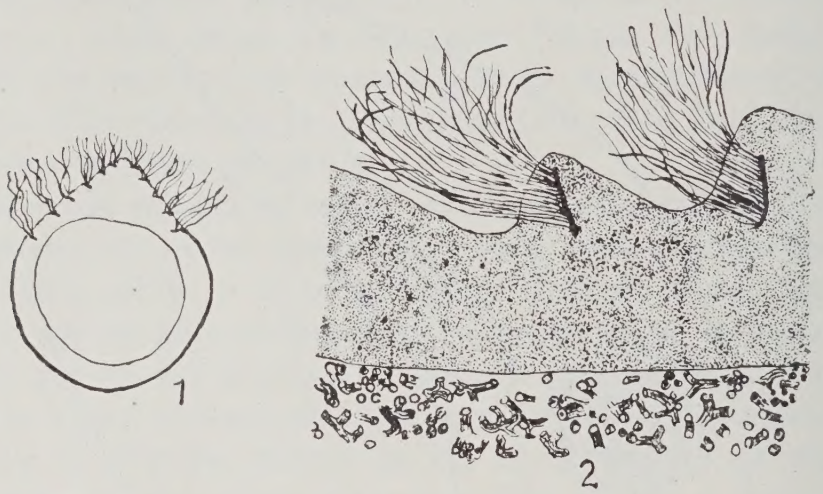


FIG. 325. — 1, spermatozoïde de *Stangeria paradoxa*, vu en coupe longitudinale ; on distingue l'emplacement et le volume relatif du noyau, de même que le mode d'insertion des flagelles (d'après CHAMBERLAIN, 1916) ; 2, coupe longitudinale, dessinée à un très fort grossissement (× 945), de la périphérie d'un spermatozoïde de *Dioon edule* ; la coupe intéresse une partie tout à fait superficielle du noyau (la chromatine est à l'état de tractus ramifiés coupés sous les angles les plus divers) et toute la couche cytoplasmique (figurée en pointillé) ; on observe dans celle-ci deux sections du mastigosome spiralé, ruban très colorable sur lequel sont insérés les flagelles (d'après CHAMBERLAIN, 1909).

et même des Bryophytes ; ce moindre degré de différenciation paraît être corrélatif du mode de vie des spermatozoïdes : chez les Gymnospermes primitives, ceux-ci n'ont à parcourir dans la chambre pollinique, pour atteindre l'oosphère, qu'une distance insignifiante (cf. p. 756).

Les microgamètes des Conifères, des Gnétales et des Angiospermes.

Les microgamètes de toutes les Phanérogames supérieures aux Cycadales et aux Ginkgoales sont caractérisés par la disparition de tout appareil locomoteur : ils sont constamment dépourvus de flagelles et, par conséquent de mastigosomes. La fécondation s'effectue, chez ces plantes essentiellement adaptées à la vie aérienne, par le moyen du tube pollinique (*siphonogamie* ; cf. p. 757) : c'est-à-dire que les éléments sexuels mâles sont apportés, par le cytoplasma du prothalle mâle dans lequel ils se sont développés, jusqu'au sein du gamète femelle ; une spécialisation structurale quelconque leur serait donc inutile ; et, de ce point de vue, les Phanérogames se comportent comme les Champignons qui seront étudiés plus loin.

Chez les Conifères, on retrouve, dans la conformation ou la disposition

des gamètes mâles, des vestiges manifestes du type réalisé chez les Cycadales et le *Ginkgo*. Chez *Taxodium*, *Juniperus*, *Libocedrus*, *Pinus*, par exemple, les gamètes ♂ sont deux cellules plus ou moins volumineuses, formées à l'intérieur d'une vraie cellule spermatogène, et comprenant chacune un gros noyau, entouré d'une couche relativement mince de cytoplasme ; par leur genèse et leur forme, ces gamètes ressemblent donc beaucoup à ceux des Cycadales ; ils en diffèrent surtout par l'absence totale d'appareil locomoteur. Ces noyaux ♂ des Conifères présentent, semble-t-il, une structure banale : ils renferment un ou plusieurs nucléoles et un réseau de chromatine. Leur volume est, d'ailleurs, souvent à peine inférieur à celui du noyau femelle : chez *Taxus baccata* et *Pinus Laricio*, par exemple, le noyau ♂ et le noyau de l'oosphère présentent sensiblement les mêmes dimensions ; dans d'autres cas (*Juniperus virginiana*, *Picea vulgaris*, *Pinus sylvestris*, par exemple), le noyau femelle est deux fois plus volumineux que le noyau ♂ ; jamais, toutefois, la disproportion entre le volume des deux noyaux sexuels n'est très élevée ; à ce point de vue, les Conifères se comportent comme les Cycadales.

Chez les Gnétales (*Ephedra*, *Gnetum*, *Welwitschia* ; les *Ephedra*, seules, ont été assez bien étudiées à ce point de vue), il semble que les noyaux ♂ offrent, comme chez les Conifères, une structure banale ; comme chez les Conifères, ils se forment à la suite de la division caryocinétique d'une cellule spermatogène et sont ainsi au nombre de deux. Mais, très rapidement, les membranes qui limitent les cellules mâles venant d'être formées disparaissent ; le cytoplasma de ces cellules se confond avec celui du tube pollinique. Les noyaux sexuels ♂, dépourvus, au moins chez *Ephedra*, de toute enveloppe cytoplasmique propre, sont, dès lors, isolés dans le cytoplasme du tube ; l'un est plus volumineux que l'autre. Chez *Ephedra*, il ne saurait donc plus être question de cellules sexuelles mâles, mais seulement de noyaux mâles. Chez *Gnetum Gnemon* (Lotsy), les gamètes ♂ seraient, au contraire, deux cellules complètes formées dans une cellule du corps, et ressembleraient ainsi à ceux des Conifères.

Chez les Angiospermes, enfin, les gamètes mâles naissent encore, au nombre de deux, dans chaque grain de pollen, à partir d'une cellule spermatogène, dite *cellule génératrice*. Dans certains cas, les deux gamètes ainsi formés restent constitués, comme chez les Conifères, d'un noyau sphérique ou ovoïde, entouré d'une mince couche de cytoplasma ; ce cas a été décrit avec précision, par Wylie, chez *Vallisneria spiralis*, puis par Finn chez *Asclepias Cornuti*. Mais, d'une manière générale, la membrane limitant les cellules sexuelles mâles ne tarde pas à disparaître, ou même aucune membrane ne se forme, et, dans les deux cas, le cytoplasme de ces cellules se confond avec celui du tube pollinique ; ainsi, comme chez les Gnétales, les deux noyaux mâles se trouvent isolés dans le cytoplasma commun du tube. Par contre, tandis que, chez les Gnétales comme chez les autres Gymnospermes, les noyaux ♂ gardent une structure et un volume banals, il en va tout autrement chez la plupart des Angio-

spermes. Plus ou moins rapidement, suivant les cas, la structure et la forme des noyaux mâles se modifient très rapidement ; ces noyaux deviennent intensément et uniformément colorables, en même temps qu'ils s'allongent jusqu'à devenir vermiformes et s'enroulent en spirale ; d'après NAVACHINE, GUIGNARD, Miss SARGANT, STRASBURGER, cet aspect vermiforme des noyaux mâles est très général chez les Angiospermes ; les variations ne portent que sur le nombre des tours de spire ; le plus souvent, il semble que, comme chez *Erigeron* et *Silphium* (LAND), les noyaux mâles présentent un tour 1/2 à deux tours de spire. En changeant de forme et de structure, ces noyaux ne modifient pas leur volume ; il en résulte qu'ils restent beaucoup plus petits que le noyau de l'oosphère, dont les dimensions se sont élevées : chez *Urtica*, par exemple, le noyau mâle est notablement plus petit que le seul nucléole du noyau femelle (STRASBURGER). Sans doute contient-il, d'ailleurs, sous son faible volume, la même quantité de chromatine que le noyau femelle : d'où la teinte intense et uniforme que lui confèrent les colorants basiques, alors que le noyau de l'oosphère présente une structure banale.

Il est intéressant de souligner que, par tous leurs caractères : dimensions (absolues et relatives à celles du noyau femelle), forme et structure, les noyaux mâles des Angiospermes rappellent, en règle générale, beaucoup plus les spermatozoïdes des Bryophytes et des Ptéridophytes que ceux des Gymnospermes.

LES GAMÈTES DES CHAMPIGNONS

Les Champignons sont des Végétaux inférieurs dont la plupart sont adaptés à la *vie aérienne*. Il est évident qu'un tel mode de vie implique la présence de gamètes autrement constitués que ceux des Algues ou des Archégoniates inférieures, modelés de manière à se déplacer rapidement dans l'eau ou dans d'autres milieux fluides (mucilage de l'archégone, par exemple). Des vestiges du type primitif réalisé chez certaines Algues sont cependant reconnaissables chez quelques-uns des rares Champignons ayant conservé un habitat aquatique ; puis, à mesure que l'on envisage des Champignons plus évolués, on observe une accentuation graduelle, et dans un sens bien déterminé, des caractères propres de leur appareil sexuel.

Pour bien marquer les grandes ressemblances (1) primitives entre l'appareil sexuel des Algues et celui des Champignons, on groupera, dans un premier paragraphe, la description des gamètes à la fois chez les Algues siphonées et chez les Champignons aquatiques, Végétaux également siphonés.

Dans les paragraphes suivants, on étudiera les étapes ultérieures de l'évolution des éléments sexuels chez les Champignons.

1. On n'entend ici tirer de ces ressemblances aucune conclusion d'ordre phylogénique.

Les gamètes des Siphonocladales des Siphonales et des Champignons aquatiques.

On décrira successivement ; 1° les gamètes des Siphonales ; 2° les gamètes des Monoblépharidacées ; 3° les gamètes des Saprolégniacées.

Les gamètes des Siphonocladales et Siphonales (1)

Chez certaines Algues siphonocladées ou siphonées, telles que les *Dasycladus* (Siphonocladale) ou *Codium* (Siphonale), les gamètes sont d'un type très primitif : cellule ovoïde ou piriforme, portant, à une extrémité, deux flagelles de même longueur. Chez les *Dasycladus*, tous les gamètes sont identiques (isogamie) ; chez les *Codium*, des différences de taille distinguent les gamètes femelles, plus volumineux, des gamètes mâles, plus petits. Chez *Dasycladus*, les gamètes naissent, en nombre égal, dans des articles spécialisés ou gamétanges (fig. 326, I, *a*). Chez *Codium*, gamètes mâles et gamètes femelles, ceux-ci en moins grand nombre que ceux-là, se forment dans la partie terminale de certains siphons, isolée par une cloison transversale (fig. 326, I, *b*) ; ce *gamétange* des *Codium* contient primitivement de nombreux noyaux : certains d'entre eux dégénèrent ; le nombre de ceux qui subsistent est quadruplé au moyen de deux mitoses subies par chacun d'entre eux (cf. p. 836) ; entre les noyaux définitifs apparaissent alors des surfaces de clivage suivant lesquelles sont séparées de petites masses uninucléées qui deviendront gamètes mobiles. Or, on connaît, depuis peu, un Champignon aquatique dont les gamètes mâles et femelles, mobiles et du type acroconté, présentent une hétérogamie comparable à celle des *Codium* : il s'agit d'*Allomyces Javanensis*, découvert par Kniep, Champignon appartenant à la petite famille des Blastocladiacées, composée d'organismes siphonés et aquatiques, encore mal étudiés et chez lesquels aucun cas de sexualité n'était connu avec certitude ; par le caractère primitif de ses gamètes, semblables à ceux de nombreuses Algues, cet *Allomyces* constitue, parmi les Champignons, une remarquable exception (2).

Chez d'autres Siphonales, enfin, constituant le genre *Vaucheria*, les organes

1. L'appareil végétatif des Siphonales est constitué de tubes indivis (siphons), celui des Siphonocladales de tubes présentant, à intervalles éloignés, des cloisons transversales séparant de vastes articles.

2. On situe souvent, toutefois, tout à fait à la base de l'ensemble des Champignons, les deux familles, très voisines, des Olpidiacées et des Synchytriacées (*Olpidium*, *Synchytrium*) ; ces organismes inférieurs sans chlorophylle paraissent proches des Flagellés et vivent en parasites dans les cellules de certaines Angiospermes terrestres. Ils existent, dans la cellule de l'hôte, d'abord sous forme d'une masse protoplasmique nue et uninucléée ; puis celle-ci, après avoir présenté une hypertrophie plus ou moins considérable, se segmente, d'une manière variable suivant les genres, en un très grand nombre de petites zoospores, pourvues chacune d'un seul flagelle. Or, ces zoospores, toutes pareilles, peuvent, dans certaines conditions, fonctionner comme gamètes et se fusionner deux à deux (isogamètes).

de multiplication affectent une disposition moins simple, mais évidemment dérivée de la précédente. Les *zoospores* sont d'un type très particulier. On observe que la partie terminale de certains siphons s'isole par une cloison transversale ; le contenu du compartiment ainsi séparé se contracte légèrement en une masse ovoïde à la périphérie de laquelle se disposent les noyaux ; en face de chacun d'eux apparaît une paire de flagelles ; ces volumineux éléments, mis en liberté par rupture de la paroi à l'extrémité du siphon, sont mis en liberté et se déplacent de l'eau grâce aux mouvements conjugués des couples de flagelles : cette singulière formation correspond à tout le contenu du zoosporange, c'est-à-dire à *l'ensemble des zoospores*, dont chacune est indiquée par un noyau surmonté de deux flagelles, mais n'est pas individualisée. A cette zoospore composée, on donne souvent le nom de *synzoospore* (cf. p. 1016, fig. 461).

Les gamètes présentent les caractères suivants :

Certaines courtes ramifications du thalle, isolées par une cloison transversale, se renflent jusqu'à devenir sphériques ; tous les noyaux contenus dans ce territoire, sauf un, dégénèrent et disparaissent : ainsi est constituée une oosphère uninucléée. D'autres courtes ramifications, également isolées par une cloison transversale, sont le siège de modifications très différentes : autour et à quelque distance de chaque noyau, apparaissent des surfaces de clivage qui délimitent de petits éléments uninucléés ; ceux-ci se transforment en spermatozoïdes piriformes, pourvus de deux flagelles *latéraux*, analogues aux spermatozoïdes des Fucales (fig. 326, I, *d*). Dans la série des Siphonales, comme dans la grande série des Algues, le type pleuroconté apparaît donc comme postérieur au type acroconté et indiquant un degré plus élevé d'évolution.

Les gamètes des Monoblépharidacées.

Les Monoblépharidacées sont des Champignons constituant un groupe très spécial, composé d'un seul genre, le genre *Monoblepharis*, dans lequel sont réunies d'assez nombreuses espèces, toutes rares et strictement aquatiques. Leurs gamètes présentent les caractères suivants.

Les extrémités de certains siphons sont isolées par une cloison transversale ; puis une autre cloison transversale se forme quelque peu en dessous de la première. Les deux articles ainsi délimités auront une destinée bien différente. L'article supérieur se renfle, devient sphérique ; son contenu se contracte légèrement et constitue une volumineuse oosphère. Dans l'article inférieur, se constituent les gamètes mâles, petites cellules, globuleuses mais très déformables, pourvues chacune d'un seul flagelle (fig. 326, I, *c*).

La genèse et la structure de ces gamètes n'ont été l'objet d'aucune étude très précise. On sait, toutefois, que l'oosphère ne contient qu'un seul noyau, et il est légitime de penser qu'elle s'est formée de la même manière que celle des *Vaucheria*. Quant aux gamètes mâles, ils sont plus évolués que ceux des Vauchéries et rappellent beaucoup ceux des *Dictyota*.

Les gamètes des Saprolégniacées.

Les Saprolégniacées sont des Champignons très répandus ; ils vivent normalement dans l'eau, mais peuvent mener une existence aérienne. Leurs *zoospores*, qui se forment à l'extrémité, isolée par une cloison transversale (*zoosporanges*), de certains siphons, présentent des caractères tout particulièrement intéressants. Dans le genre *Saprolegnia*, les zoospores répondent exactement au type primitif réalisé chez les *Chlamydomonas*, les Ulves ou les *Codium* : ce sont des cellules ovoïdes ou piriformes portant deux flagelles à une extrémité.

Dans le genre *Achlya*, les zoospores répondent d'abord à ce type primitif ; elles sont ainsi libérées ; mais elles ne tardent pas à perdre leurs flagelles et à s'arrondir ; enfin, après une courte période d'immobilité, ces éléments globuleux deviennent piriformes, produisent des flagelles et se métamorphosent en zoospores pleurocontées, analogues à celles des Phéophycées ; chez ces Saprolégniacées, chaque zoospore passe donc par deux états successifs (*diplanie*) : d'abord par un état acroconté, secondairement par un état pleuroconté.

Enfin, dans le genre *Dictyuchus*, chaque compartiment, isolé dans le zoosporange par des clivages autour et à quelque distance de chaque noyau, ne se transforme pas immédiatement en zoospore : il émet, à travers la membrane du sporange, un prolongement dont l'extrémité terminale se renfle en tête d'épingle ; cette partie globuleuse est susceptible de se détacher et de germer, comme une zoospore, en un filament siphoné, ébauche d'un nouvel individu ; mais, le plus souvent, dans chacune de ces extrémités globuleuses, se forme peu à peu une zoospore pourvue de deux flagelles latéraux.

L'étude des zoospores des Saprolégniacées souligne donc, mieux qu'aucune autre, le caractère primitif du type acroconté par rapport au type pleuroconté; mais, de plus, elle indique une notion nouvelle : la tendance à la formation d'éléments reproducteurs *immobiles*, sans flagelles, à l'extérieur du zoosporange.

Les *gamètes* des Saprolégniacées présentent des caractères encore plus évolués que ceux des zoospores.

L'appareil femelle est ainsi constitué : l'extrémité, isolée par une cloison transversale, de certains siphons, se renfle et devient globuleuse; le contenu de cet *oogone* ne tarde pas à se subdiviser en un certain nombre d'éléments sphériques : les *oosphères*. L'étude cytologique de cet appareil a fait l'objet des nombreuses recherches (Trow, Davis Hartog, Claussen) : elle a conduit à la mise en évidence de phénomènes assez compliqués. D'une manière générale, l'oogone contient primitivement, comme n'importe quelle partie du thalle, de nombreux noyaux. Ceux-ci se divisent d'abord une ou plusieurs fois ; puis la plupart des noyaux ainsi multipliés dégénèrent et autour de chacun de ceux qui

subsistent le cytoplasma se condense : ainsi naissent des oosphères uninucléées (fig. 326, II).

L'*appareil mâle* est constitué, comme chez *Vaucheria*, par certaines ramifications des siphons : ramifications grêles qu'isole une cloison transversale. Ce compartiment contient un assez grand nombre de noyaux ; mais, tandis que, chez les Vauchéries, du cytoplasme se condense autour de chaque noyau, de manière à constituer autant de spermatozoïdes mobiles, rien de tel ne se produit chez les Saprolégniacées : le contenu du compartiment mâle reste *indivis* (fig. 326, II). Ce dernier perfore la paroi de l'oogone, pénètre à l'intérieur, s'y ramifie entre les oosphères sans que son contenu subisse de clivage ; les extrémités de ce tube ramifié entrent en contact avec chaque oosphère et c'est ainsi que certains des noyaux du rameau mâle pourront pénétrer à l'intérieur des cellules femelles et les féconder. Les noyaux mâles en surplus dégénèrent. On admet que les cellules ♂ non individualisées sont restées *virtuelles* ; elles constituent autant d'énergides. Le tube anthéridien des Saprolégniacées fonctionne sensiblement comme le tube pollinique des Gymnospermes supérieures et des Angiospermes. Dans les deux cas, ce comportement de l'appareil ♂ traduit manifestement une adaptation à la vie aérienne.

Le tableau ci-contre, établi en tenant compte, à la fois des différences morphologiques entre les gamètes (iso- ou hétérogamie) et du comportement de l'appareil mâle (gamètes ♂ individualisés ou non) résume les caractères des gamètes dans la série des Siphonocladales, des Siphonales et des Champignons aquatiques. Il en ressort que cette série est caractérisée par ce fait, en rapport avec l'adaptation encore peu marquée à la vie aérienne, que les gamètes d'un sexe au moins sont individualisés. Dans la série qui va être envisagée maintenant, comprenant exclusivement des Champignons profondément adaptés à une existence aérienne, les gamètes de l'un et l'autre sexe ont perdu toute individualité.

Les gamètes des Péronosporacées, des Mucorinées et du *Spermophthora*.

Les Mucorinées sont des Champignons isogames ; les Péronosporacées sont hétérogames, donc à cet égard plus évolués que les premières. On envisagera cependant ici d'abord les Péronosporacées, ensuite seulement les Mucorinées ; celles-ci sont, en effet, beaucoup plus profondément adaptées à la vie aérienne que celles-là ; en outre, les Péronosporacées, chez qui l'on retrouve les traces de l'existence aquatique ancestrale, présentent des affinités avec les Saprolégniacées et il convient de les étudier sitôt après celles-ci.

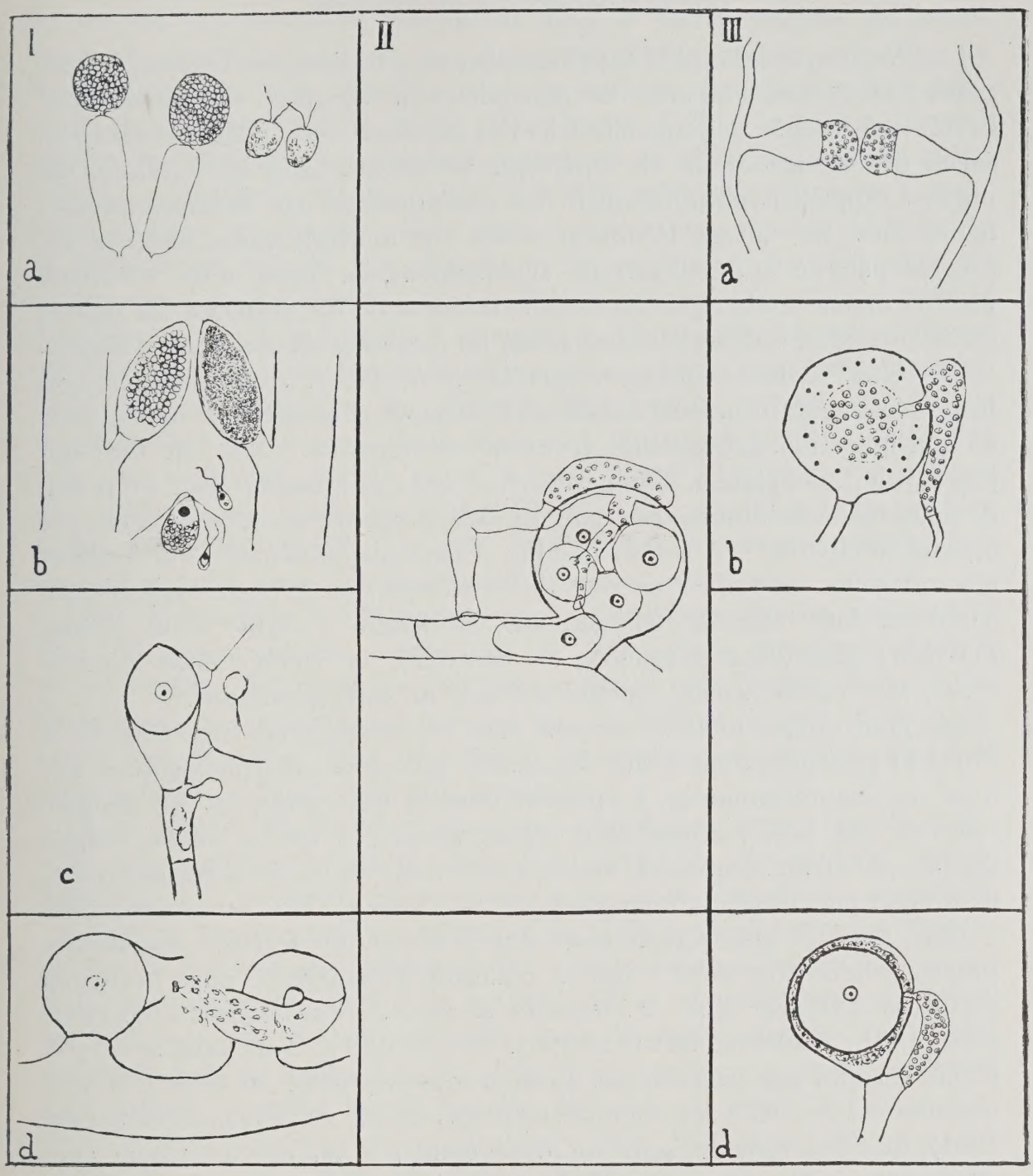


FIG. 326. — Tableau à double entrée indiquant schématiquement les caractères des gamètes chez les Algues et les Champignons siphonés. Les files verticales I, II et III montrent les divers passages de l'isogamie complète (I *a* et III *a*) à l'hétérogamie la plus accentuée (I *d* et III *d*), suivant que les deux sortes de gamètes sont libres (série I), que les gamètes femelles seuls sont libres, les gamètes mâles restant confondus en un gamétange indivis (série II), ou, enfin que les gamètes femelles et les gamètes mâles sont confondus en un gamétange indivis (série III). Une même ligne horizontale donne donc, s'il y a lieu, pour chaque type de gamète libre, le type correspondant de gamétange-gamète ou *cénogamète*. — I *a*. Isogamétanges et isogamètes de *Dasycladus* (Siphonocladale) ; III *a*, Isogamétanges de *Sporodinia* (Mucorinée). — I *b*. Gamétanges et gamètes dimorphes de *Codium* (Siphonale) ; III *b*, Gamétanges d'*Albugo Bliti* (Péronosporacée). — II. Oogone, avec oosphères libres, et gamétange mâle indivis de *Saprolegnia*. — I *c*. Oogone et spermatozoïdes de *Monoblepharis*. — I *d*. Oosphère et spermatozoïdes de *Vaucheria* ; III *d*, Gamétanges femelle (oosphère) et mâle d'*Albugo candida*.

Les gamètes des Péronosporacées.

Les Péronosporacées sont des Champignons parasites des Végétaux supérieurs. Dans leurs organes de multiplication asexuée — organes dont l'évolution retarde toujours sur celle des gamètes — on peut encore apercevoir des vestiges de la vie aquatique ancestrale. Chez les *Pythium*, ces organes rappellent manifestement les zoosporanges des Saprolégniacées ; mais, chez les autres Péronosporacées, la multiplication asexuée est assurée par un appareil offrant, typiquement, la forme d'un arbuscule plus ou moins ramifié portant, aux extrémités de ses branches, de petites masses ovoïdes, isolées (Péronosporées) ou disposées en chapelet (*Albugo*) : les *conidies*. Celles-ci, qui correspondent, en réalité, à des zoosporanges incomplètement formés, se détachent facilement et constituent des organes de multiplication. Lorsqu'elles trouvent un milieu favorable au développement du Champignon, elles germent, et cette germination peut avoir lieu de deux manières différentes : dans certaines espèces, le contenu de chaque conidie se clive en un certain nombre d'éléments uninucléés, qui forment deux flagelles latéraux ; ce sont de véritables zoospores de type pleuroconté et dont chacune, en germant, deviendra l'origine d'un nouvel individu ; dans d'autres espèces, au contraire, la conidie émet directement, sans cloisonnement de son contenu, un tube germinatif.

Les gamétanges mâle et femelle des Péronosporacées (fig. 326, III *b* et III *d*) présentent entre eux les mêmes différences morphologiques que ceux des Saprolégniacées. L'appareil femelle ou *oogone*, est un rameau court spécial, isolé par une cloison transversale, et qui se renfle jusqu'à devenir globuleux. L'appareil mâle ou *anthéridie*, est un autre rameau court, isolé aussi par une cloison transversale, et, souvent, plus ou moins renflé.

Dans tous les cas, le gamétange mâle contient, dès le début, des noyaux plus ou moins nombreux, centres d'autant d'énergides ; dans beaucoup d'espèces (*Albugo Bliti*, *A. Portulacae* et *A. Tragopogonis*, Stevens, 1899, 1901 ; *Pythium*, Miyake, 1901, Trow, 1901), ces noyaux se multiplient ensuite par caryocinèse, jusqu'à devenir deux ou trois fois plus nombreux. Puis, chez les *Pythium*, au moins chez *P. de Baryanum* (Miyake, 1901), tous ces noyaux, sauf un, dégénèrent ; il en est de même chez *Phytophthora* (Pethybridge, 1913 ; Murphy, 1918) ; chez les *Albugo* et les *Peronospora*, au contraire, tous les noyaux paraissent demeurer fonctionnels. Mais, à aucun moment, le protoplasme de l'anthéridie n'est partagé en éléments plus petits : il reste absolument continu.

L'oogone renferme aussi, dès le début, de nombreux noyaux ; mais leur destinée varie suivant les espèces et ces différences de comportement permettent de distinguer, en simplifiant beaucoup, trois types principaux de gamétanges femelles.

Chez *Albugo* (*Cystopus*) *Bliti* et *A. Portulacae* (Stevens, 1899, 1901), l'oogone contient d'abord environ 250 noyaux, qui se multiplient ensuite, jusqu'à devenir deux fois plus nombreux. Puis le plus grand nombre de ces noyaux dégénèrent ; une cinquantaine seulement restent vivants. Les

noyaux dégénérescents se disposent dans la région périphérique de l'oogone; les noyaux qui subsistent demeurent dans la partie centrale du gamétange où, simultanément, ils se diviseront chacun encore une fois. La limite deviendra très tranchée entre la couche superficielle dégénérescente et la partie centrale restée bien vivante. Celle-là constitue le *périplasma* et représente un matériel nourricier qu'utilisera l'œuf fécondé ; celle-ci ou *ooplasma*, constitue une oosphère, mais une oosphère à nombreux noyaux, c'est-à-dire d'un type extrêmement spécial. L'étude de la fécondation montre que chacun de ces noyaux se fusionne avec un noyau venu de l'anthéridie, c'est-à-dire se comporte comme un gamète femelle ; on est donc conduit à interpréter cette partie centrale multinucléée comme équivalant à de nombreuses oosphères *non individualisées*. Chez les Saprolégniacées, les spermatozoïdes seuls ne sont pas individualisés ; chez ces *Albugo*, non seulement les spermatozoïdes, mais encore les oosphères restent unis en une masse indivise, cénocytique (fig. 326, III *b*). L'acte de la fécondation a lieu, non plus entre gamètes isolés, mais *entre gamétanges tout entiers* ; ces *gamétanges-gamètes* sont souvent appelés aussi *cénogamètes* (de κοινος = commun).

Chez *Albugo Bliti* et *A. Portulacae*, le gamétange femelle contient de 80 à 100 noyaux sexuels, contre plus de 100 dans le gamétange mâle. Il paraît légitime de considérer que cette inégalité est l'indice d'une légère hétérogamie : si les gamètes femelles non individualisés sont moins nombreux que les mâles, dans un organe cependant plus volumineux, c'est qu'ils seraient, à l'état libre, plus gros qu'eux.

Chez *Albugo* (*Cystopus*) *Tragopogonis*, également étudié par Stevens (1901), les gamétanges femelles sont d'un autre type que ceux des espèces précédentes et paraissent correspondre à une hétérogamie plus accentuée.

L'oogone de cette espèce contient d'abord de multiples noyaux. Ceux-ci se divisent une fois: puis la plupart des noyaux-fils ainsi formés se groupent à la périphérie du gamétange (periplasma) et sont destinés à y dégénérer. Les quelques noyaux demeurés dans la partie centrale de l'oogone (ooplasma) s'y divisent encore une fois ; mais tous les noyaux ainsi formés, sauf un seul, le noyau sexuel femelle, disparaissent avant la fécondation. Chez *A. Tragopogonis*, l'oogone renferme donc, finalement, une oosphère uninucléée entourée d'un périplasma trophique.

Le troisième type de gamétange femelle décrit chez des Péronosporacées n'est qu'une variante du précédent : on l'a observé chez *Albugo* (*Cystopus*) *candida* (Wager, 1890 ; Davis, 1900 ; Stevens, 1901 ; Krüger, 1910), chez *Peronospora parasitica* (Wager, 1900) et d'autres formes voisines (Berlese, 1898 ; Stevens, 1902 ; Rosenberg, 1903 ; Ruhland, 1904 ; Krüger, 1910), enfin chez les *Pythium* (Trow, 1901 ; Miyake, 1901 ; Edson, 1915) et les *Phytophthora* (Pethybridge, 1913, Murphy, 1918). Toutes ces espèces présentent ce caractère commun que les noyaux de l'oogone se multiplient *exclusivement* avant que soit différencié le périplasma ; ce dernier dégénère rapidement, tandis que, dans la partie vivante (ooplasma), un seul noyau subsiste. Ici encore, l'hétérogamie paraît

être très accusée, le gamétange femelle ne contenant qu'un seul noyau, correspondant à une seule oosphère, le gamétange mâle renfermant, sauf chez *Pythium* et *Phytophtora*, de multiples énergides, chacune répondant à un spermatozoïde non individualisé (fig. 326, III, *d*).

En résumé, les Péronosporacées présentent une hétérogamie comparable, semble-t-il, à celle des Saprolégniacées (*Albugo Bliti* et *A. Portulacae*), plus généralement aussi accusée que celle des *Monoblepharis*. Comme chez les Saprolégniacées, les noyaux du gamétange mâle ne deviennent jamais le centre de gamètes individualisés. Quant aux oogones, elles comportent toujours (différenciation propre aux Péronosporacées) un *périplasma*, formation à rôle nourricier, et une partie centrale, souvent appelée *ooplasma*, répondant au gamétange femelle ; lorsque ce dernier renferme plusieurs noyaux sexuels, ceux-ci ne sont pas individualisés en gamètes, et la fécondation a lieu alors entre les gamétanges indivis. C'est cet accomplissement de la fécondation par des gamétanges entiers, ainsi qu'une isogamie parfaite, qui caractérisent essentiellement la sexualité des Mucorinées, dont l'étude va suivre.

Les gamétanges-gamètes des Mucorinées.

Les gamétanges des Mucorinées sont portés par de courtes ramifications du thalle ; l'extrémité de ces ramifications se renfle, puis est isolée par une cloison transversale : cette extrémité renflée constitue le gamétange ; la partie effilée située de l'autre côté de la cloison relie le gamétange au siphon : c'est le *suspenseur*. Chez la plupart des Mucorinées, les gamétanges ainsi délimités sont tous sensiblement de même volume. Dans les genres *Zygorhyncus* et *Absidia*, au contraire, certains sont plus gros que les autres, dimorphisme qui a été interprété comme représentant une hétérogamie. En réalité, les gamétanges se fusionnent deux à deux, comme de véritables gamètes. Le comportement des noyaux dans ces gamétanges est connu grâce aux travaux de P. A. Dangeard, étendus, précisés et confirmés, en 1913, par F. Moreau.

Chez *Sporodinia grandis*, chaque gamétange, une fois délimité par une cloison, renferme un nombre considérable de noyaux (fig. 326, III*a*), de l'ordre d'un millier. Dans l'élément unique (*zygospore*) résultant de la fusion des gamétanges, ces noyaux se diviseront ; quelques-uns des noyaux-fils dégénèrent, mais la plupart se comporteront comme des noyaux sexuels : ceux provenant d'un des gamétanges se réuniront, par paires, avec ceux provenant de l'autre gamétange.

Chez les *Mucor* (*Mucor fragilis* : P. A. Dangeard ; *Mucor* sp. : Moreau), les gamétanges renferment un moins grand nombre de noyaux : de 20 à 40. Quand les gamétanges sont fusionnés, ces noyaux se divisent par caryocinèse ; les noyaux-fils se comportent comme chez *Sporodinia* : quelques-uns dégénèrent ; les autres sont les noyaux sexuels (fig. 337).

Chez les *Zygorhyncus*, étudiés par Moreau, les gamétanges présentent exactement les mêmes caractères cytologiques que dans *Mucor* ou *Sporodinia*. Toutefois, chez *Z. Dangeardi*, les dégénérescences nucléaires

dans la zygospore sont beaucoup plus importantes que dans les espèces précédentes et, finalement, *quatre* noyaux subsistent seuls, deux provenant de l'un des gamétanges, deux de l'autre gamétange, qui se comporteront comme noyaux sexuels. Cette réduction du nombre des noyaux sexuels est un phénomène important, qui s'accentue au maximum (deux noyaux sexuels restant seuls en présence) dans la plupart des Champignons supérieurs ou *Eumycètes* (Ascomycètes et Basidiomycètes).

Les gamètes du **Spermophthora.**

Dans la série des Péronosporacées et dans celle des Mucorinées, l'adaptation à la vie aérienne a eu pour effet, comme chez certaines Phanérogames, que les gamètes mâles ne sont plus individualisés ; les noyaux sexuels mâles ne sont plus le centre de cellules, mais d'énergides et ils sont portés, soit par le tube anthéridien (Champignons), soit par le tube pollinique (Phanérogames), jusqu'au sein du gamète femelle. Chez *Spermophthora*, Champignon découvert par Ashby et Nowell dans les graines de Cotonniers des Antilles atteints d'une maladie spéciale (stigmatomycose), et dont Guilliermond a fait connaître les caractères extrêmement remarquables (cf. p. 822), l'adaptation à la vie aérienne s'est traduite, du point de vue de la sexualité, d'une manière absolument unique. Le *Spermophthora* forme ses gamètes à partir d'un mycélium dit *primaire*, constitué par des filaments siphonés et ramifiés ; ces filaments se renflent dans leur région subterminale et sur une certaine longueur ; puis deux cloisons transversales se forment aux extrémités de ces parties renflées, isolant ces dernières qui, à ce moment, renferment de 5 à 12 noyaux. Ceux-ci subissent alors 2 mitoses successives, séparées par un stade de repos, mitoses qui multiplient le nombre des noyaux, dans chaque partie renflée : on y observe, en effet, après l'achèvement des mitoses, de 16 à 40 noyaux. Tous les noyaux du jeune gamétange de *Spermophthora* se groupent dans la partie profonde du renflement où le cytoplasma devient dense et chromophile ; autour de cette région axile, le cytoplasma est alvéolaire, riche en vacuoles à métachromatine et en cristalloïdes protéiques. Jusqu'ici, par conséquent, rien ne distingue essentiellement l'évolution de ces renflements — qui constituent les ébauches des gamétanges du *Spermophthora* — de l'évolution des gamétanges des Péronosporacées; la région axile rappelle l'ooplasma, la région périphérique, le périplasma, des gamétanges femelles de ces Champignons. Mais une différence capitale ne va pas tarder à se manifester : dans la région profonde du gamétange, le cytoplasma se découpe bientôt en cordons, d'abord minces et confus, qui, peu à peu, prennent l'aspect d'éléments fusiformes, contenant chacun un seul noyau ; ces corps fusiformes grossissent, en absorbant les matériaux nourriciers accumulés à la périphérie du gamétange ; finalement, ils occupent, tous ensemble, la cavité entière du gamétange (fig. 378, 5). On peut alors les étudier attentivement : ce sont des *spores* uninucléées, présentant l'aspect d'un fuseau aux extrémités acérées. Ces spores, toutes sensiblement de même taille,

sont mises en liberté par destruction des parois du gamétange, et *fonctionnent alors comme gamètes* : deux spores, apparemment identiques l'une à l'autre, se conjuguent (fig. 378, *6* à *12*). L'isogamie est parfaite.

Chez *Spermophthora*, par conséquent, des gamétanges se forment, très comparables, tout d'abord, quant à leur structure, à ceux des Péronosporacées ; mais, ensuite, comme chez les Algues, les gamètes s'individualisent à l'intérieur des gamétanges : ils s'individualisent sous forme de spores, c'est-à-dire d'éléments susceptibles d'être disséminés dans l'atmosphère. *Spermophthora* réalise ainsi un type d'isogamètes absolument spécial et d'un très grand intérêt.

Les gamètes des Eumycètes

Les Eumycètes sont des Champignons dont l'appareil végétatif est formé, non plus de siphons, mais d'articles ou, dans les termes supérieurs du groupe, de cellules disposées en files ramifiées. *Chez les Eumycètes formés d'articles*, les éléments sexuels sont certains articles, quelque peu modifiés morphologiquement : ces éléments sexuels renferment donc, dès le début, de nombreux noyaux. Dans quelques espèces, ces noyaux fonctionnent presque tous comme noyaux sexuels : on peut alors considérer les éléments sexuels comme des gamétanges-gamètes comparables à ceux des Mucorinées. Dans d'autres espèces, une réduction du nombre des noyaux sexuels, analogue à celle indiquée chez *Zygorhyncus Dangeardi*, intervient : dans chaque gamétange-gamète, un seul noyau reste sexuel. Enfin, dans d'autres espèces, les gamétanges-gamètes ne renferment plus, dès le début, qu'un seul noyau. *Chez les Eumycètes formés de cellules*, c'est ce dernier cas qui se trouve constamment réalisé : certaines cellules, modifiées morphologiquement ou non, fonctionnent comme gamètes. C'est en vain que l'on rechercherait, chez de telles plantes, le moindre vestige du type primitif de gamètes réalisé chez les Algues ; mais la considération de tous les types intermédiaires existant chez les Champignons moins grandement évolués permet de comprendre les transformations successives subies par l'appareil sexuel et d'en entrevoir, sous une grande diversité d'aspects, l'unité fondamentale.

I. — C'est chez certains Ascomycètes supérieurs, appartenant aux groupes des Gymnoascacées ou des Pézizinées, que l'on observe un appareil sexuel formé de gamétanges-gamètes, comparable à celui des Mucorinées.

L'exemple le mieux connu est celui du *Pyronema confluens*, Pézizinée étudiée par Harper, P.-A. Dangeard et Claussen. Les travaux de ces savants concordent pour faire admettre l'existence, chez ce Champignon, d'éléments sexuels résultant de la différenciation de certains articles du mycélium. L'avant-dernier article de certains filaments se renfle, en effet, jusqu'à devenir subglobuleux, tandis que le dernier article, qui le surmonte, reste cylindrique et à peine modifié. L'article subglobuleux constitue ce que l'on est convenu de considérer comme l'élément femelle ou *ascogone* (homologue d'un oogone), dont dériveront ultérieurement les

cellules ascogènes (cf. p. 766). L'article cylindrique a été comparé à l'élément filiforme qui surmonte le carpogone des Rhodophycées (p. 702) : on l'appelle le *trichogyne*. L'ensemble de l'ascogone et du trichogyne est souvent appelé *archicarpe*. L'article terminal de certains autres filaments, à peine modifié, constitue l'élément mâle ou *anthéridie*. Tous ces articles modifiés renferment de nombreux noyaux. P. A. Dangeard, d'une part, Harper et Claussen d'autre part, ne sont pas d'accord sur le fonctionnement de cet appareil sexuel ; il semble, toutefois, démontré par les travaux de Claussen, que, dans certains cas tout au moins, ces éléments se comportent essentiellement comme les gamétanges d'*Albugo Bliti* ou des Mucorinées, chaque noyau de l'anthéridie et chaque noyau de l'ascogone se comportant comme un noyau sexuel (cf. p. 766).

Claussen a décrit des phénomènes analogues chez une autre Pézizinée : *Ascodesmis nigricans*. La seule différence essentielle entre les gamétanges de cette espèce et ceux de *P. confluens* est qu'ils renferment un très petit nombre de noyaux : 5 à 6, dans l'ascogone comme dans l'anthéridie.

Les observations de Ikeno et de Olive chez les Gymnoascacées du genre *Monascus* (*M. purpureus* et *M. Barkeri*), de Miss Dale sur *Gymnoascus Reesii* et *G. candidus* sont moins complètes que les précédentes ; elles s'accordent pour décrire les éléments sexuels de ces Champignons comme des articles à peine transformés, contenant plusieurs noyaux, c'est-à-dire comme des gamétanges-gamètes comparables à ceux des Mucorinées : dans les deux genres, l'anthéridie est un article terminal ; chez *Gymnoascus*, l'ascogone est également un article terminal et représente, à lui seul, tout l'archicarpe ; mais chez *Monascus*, il est, comme chez *Pyronema*, un article subterminal, l'article terminal constituant un trichogyne.

Enfin, chez certains Ascomycètes et, notamment, chez les Pyrénomycétinées, le développement de cet élément, comparable, fonctionnellement, à un trichogyne, et surmontant l'ascogone, devient considérable. L'archicarpe d'une Pyrénomycétinée, *Venturia inæqualis*, décrit par Killian (1917), est un exemple typique de cette disposition : cet organe est un filament, constitué d'articles et formant un tour et demi de spire ; la cellule apicale de cette spire devient un long élément, filiforme et flexible, dont l'extrémité ira toucher le gamétange mâle, lui-même constitué par un article à contenu dense. Un ou plusieurs articles sous-jacents au trichogyne, tous multinucléés et pourvus d'un cytoplasme dense, fonctionneront comme ascogone. Cet ensemble présente d'incontestables analogies avec le rameau carpogonial des Rhodophycées ; mais il ne s'agit là que d'une convergence de formes ; le caractère de gamétange que présentent manifestement les éléments sexuels des Ascomycètes, les liens de parenté ainsi mis en évidence entre ce groupe et l'ensemble des Siphomycètes, suffisent, semble-t-il, à exclure, comme l'admet actuellement, d'ailleurs, la majorité des mycologues, l'hypothèse d'une origine rhodophycéenne des Eumycètes (1).

1. Le cas des Laboulbéniales, Ascomycètes caractérisés à la fois par un mode de vie très spécial (ectoparasites d'Arthropodes) et par des gamètes, mâles et femelles, exactement conformés comme ceux des Rhodophycées (le gamète femelle des Laboulbéniales est une oospère surmontée d'un trichogyne filiforme, simple ou ramifié; les gamètes

II. — C'est chez les Hémiascales, Champignons considérés comme des Ascomycètes très primitifs, que l'on observe des gamétanges-gamètes d'abord multinucléés, mais ne contenant plus, définitivement, qu'un seul noyau sexuel. Chez ces Champignons, la réduction du nombre des noyaux sexuels, réduction indiquée chez de nombreuses Péronosporacées et chez *Zygorhyncus Dangeardi*, atteint le maximum.

L'exemple le mieux connu est le *Dipodascus albidus*, étudié par Juel, puis par P.-A. Dangeard. L'appareil végétatif de ce Champignon est constitué par des files ramifiées d'articles contenant chacun d'assez nombreux noyaux. Les éléments sexuels se forment de la manière suivante : deux articles contigus émettent, de chaque côté de la cloison transversale qui les sépare, un diverticule renflé dans lequel émigrent, dès le début, plusieurs noyaux ; un de ces diverticules, constituant l'ascogone, devient plus volumineux que l'autre, représentant l'anthéridie. Tous les noyaux contenus dans chacun de ces gamétanges dégénèrent, sauf un, qui fonctionnera comme noyau sexuel.

III. — Des éléments sexuels de même type ont été décrits chez un Champignon de position systématique incertaine : *Endogone lactiflua*, type d'une famille spéciale. Le mycélium de cet organisme est fait de siphons ramifiés dont la continuité n'est interrompue que par de rares cloisons transversales. L'extrémité de deux ramifications voisines, et de longueur quelconque, de ce mycélium est isolée par une cloison transversale : cette partie terminale constitue l'élément sexuel, tandis que la partie située immédiatement sous cette cloison se dispose en un suspenseur. Les éléments sexuels renferment, dès le début, de nombreux noyaux : ils se présentent alors comme des gamétanges-gamètes ressemblant particulièrement à ceux des Mucorinées ; mais tous ces noyaux dégénèrent, sauf un, qui, dans chaque gamétange-gamète, constitue le noyau sexuel.

IV. — Les éléments sexuels des espèces que l'on vient d'envisager rappellent, d'une manière très nette, les gamétanges-gamètes des Mucorinées : il s'agit là d'Eumycètes dont l'appareil sexuel, sinon l'appareil végétatif, conserve un caractère très primitif. Chez la plupart des Eumycètes, les compartiments mycéliens sont des articles ne contenant plus que quelques énergides ou même, le plus souvent, sont des cellules ; la réduction du nombre des noyaux est non moins accusée dans les éléments sexuels qui, *dès le début*, ne contiennent plus qu'*un seul* noyau. Ces gamètes répondent à de nombreux types différents ; toutefois, il est possible, semble-t-il, de distinguer, dans cette diversité, deux grandes catégories : chez certains Eumycètes, en effet, les cellules-gamètes *conservent les caractères morphologiques* des gamétanges desquels ils dérivent ; chez d'autres Eumycètes,

mâles sont de très petites cellules, véritables spermaties, qui, formées dans des anthéridies semblables à celles des Rhodophycées, sont mises en liberté et vont adhérer au trichogyne), doit être réservé. La cytologie des Laboulbéniales est, en effet, mal connue encore ; les phénomènes intimes de la fécondation n'ont même jamais été observés chez ces Champignons, sauf chez deux espèces dont la sexualité, manifestement dégradée, est exprimée par une parthénogamie (cf. p. 862).

les cellules-gamètes, plus évoluées, ne ressemblent même plus aux gamétanges : *ce sont des cellules d'apparence banale*, ressemblant aux autres cellules du mycélium ; ce dernier type d'éléments sexuels (*somatogamie*) représente le terme ultime atteint par l'évolution des gamètes dans la série des Champignons.

a) Un premier exemple de cellules-gamètes ayant conservé l'aspect des gamétanges est fourni par *Endomyces Magnusii*, Champignon dont les organes sexuels (fig. 377) ont été étudiés par GUILLIERMOND. L'appareil végétatif de cet Ascomycète inférieur est un mycélium constitué par des articles disposés en files ramifiées. Les éléments sexuels sont de courtes ramifications de ce mycélium, ramifications ne comprenant qu'un seul article. Certains de ces rameaux sont très renflés à leur extrémité : ils contiennent, dans cette partie terminale, un cytoplasma dense et un seul noyau ; dans la région effilée par laquelle cet article est inséré sur le mycélium, le cytoplasme est, au contraire, riche en vacuoles et renferme plusieurs noyaux ; de cet ensemble, seule, la partie terminale, à cytoplasme dense et à un seul noyau, fonctionnera comme gamète femelle ; une cloison transversale l'isolera plus tard de la région effilée, véritable suspenseur. Les articles sexuels mâles ou anthéridies, moins renflés, contiennent un cytoplasme pourvu de grandes vacuoles et deux ou trois noyaux dont un seul, bientôt isolé par une cloison, fonctionnera comme noyau sexuel. Cet exemple est remarquable à tous égards : il est intéressant, notamment, en raison du dimorphisme des éléments sexuels, dimorphisme rappelant celui que l'on observe chez les Péronosporacées.

Un cas analogue au précédent, mais moins primitif, est celui des Ascomycètes des genres *Erysiphe*, *Sphaerotheca* et *Phyllactinia*, genres appartenant au groupe des Périsporinées et possédant un mycélium formé de cellules. Chez *Erysiphe communis* et *Phyllactinia Corylea*, objet des recherches de HARPER, les éléments sexuels sont les cellules terminales de certains rameaux : certaines de ces cellules se renflent considérablement et deviennent les gamètes femelles ; certaines autres présentent un gonflement beaucoup moins accusé et constituent les gamètes mâles. Chez *Sphaerotheca Humuli*, étudié d'abord par HARPER, puis par BLACKMAN et FRASER, la disposition et la structure des gamètes sont sensiblement les mêmes que chez *Phyllactinia* et *Erysiphe*. Chez ces Périsporinées, les gamètes des deux sexes sont donc, dès le début, uninucléés ; aucun vestige ne subsiste plus de l'état de gamétange, sauf dans l'aspect des éléments sexuels où l'on retrouve, mais moins nettement que chez *Endomyces Magnusii*, des traces d'un dimorphisme analogue à celui que présentent les Péronosporacées.

b) Un premier exemple de cellules-gamètes d'apparence banale, ressemblant aux autres cellules du mycélium,est fourni par *Eremascus fertilis*,Ascomycète inférieur étudié par Mlle STOPPEL, puis par GUILLIERMOND. L'appareil végétatif de ce Champignon est constitué par des files ramifiées de cellules. Les gamètes dérivent de cellules apparemment quelconques, contiguës ou non, du mycélium ; ces cellules émettent, l'une vers l'autre, un

diverticule effilé ; en même temps, le noyau se divise, dans l'une et l'autre de ces cellules, et, dans chaque diverticule, émigre un des noyaux-fils ainsi formés, qui fonctionnera comme noyau sexuel.

On sait, depuis les recherches de GUILLIERMOND, que les Levures paraissent dériver de Champignons voisins des *Eremascus*, dont elles diffèrent essentiellement par une désagrégation complète de leur thalle en cellules isolées. Comme chez *Eremascus*, les gamètes des Levures sont des cellules, apparemment quelconques, de ce thalle dissocié, qui émettent, l'une vers l'autre, un diverticule effilé ; mais, ici, aucune division du noyau ne se produit dans les cellules-gamètes ; le noyau de celles-ci fonctionne directement comme noyau sexuel (fig. 335 et fig. 338). Dans de nombreux cas, les cellules gamètes sont toutes de même taille ; comme chez *Eremascus*, les gamètes sont ici des isogamètes ; cette isogamie a été observée chez les *Schizosaccharomyces*, et chez de nombreux *Zygosaccharomyces*. Dans d'autres cas, nombreux, les cellules gamètes offrent deux dimensions différentes ; les uns sont beaucoup plus volumineux que les autres : la copulation s'effectue, en effet, chez ces Levures, entre une cellule végétative adulte et une cellule jeune, celle-ci étant, soit un petit bourgeon précédemment formé par la volumineuse cellule-gamète elle-même, soit un bourgeon produit par une autre cellule ; il s'agit donc ici d'une hétérogamie très nette, vestige de celle réalisée chez *Endomyces Magnusii* ; de multiples *Zygosaccharomyces*, les *Debaryomyces*, *Nadsonia fulvescens*, etc... sont des Levures hétérogames.

Un autre exemple de cellules gamètes d'apparence banale est fourni par la plupart des Basidiomycètes sexués et, notamment, par les Urédinales. Chez les Urédinales, la fécondation a lieu, comme dans les exemples classiques de *Puccinia Graminis* ou de *Phragmidium speciosum*, entre deux cellules végétatives appartenant à des filaments mycéliens voisins, cellules que rien ne distingue apparemment des autres (fig. 339). Chez les Eubasidiomycètes, il est certain que la fécondation, lorsqu'elle est effectuée, a lieu entre deux cellules végétatives quelconques de mycéliums primaires, cellules intercalées dans un filament ou isolées à l'état d'oïdies.

Enfin, les tétraspores, c'est-à-dire les cellules résultant d'un phénomène de réduction chromatique et qui, chez l'immense majorité des Végétaux, germent directement pour donner naissance au gamétophyte, se comportent, dans quelques groupes, exceptionnels à ce point de vue, comme gamètes. Ainsi, les ascospores et les basidiospores, se forment, chez tous les Ascomycètes et tous les Basidiomycètes sexués, à la suite d'un processus de réduction chromatique: ce sont des cellules de forme variable, mais qui sont toujours entourées d'une membrane assez épaisse, leur permettant de résister aux intempéries, et dont le cytoplasme contient d'abondants matériaux nourriciers (glycogène, métachromatine). Chez presque tous les Ascomycètes et Basidiomycètes, les ascospores ou basidiospores germent pour produire un mycélium haploïde sur lequel apparaîtront, ultérieurement, les éléments sexuels. Toutefois, chez d'assez nombreuses Levures, groupées dans les genres *Saccharomyces*, *Saccharomycodes* et *Willia*, GUIL-

LIERMOND, puis son élève MARCHAND, ont montré que les ascospores, au lieu de germer, comme chez les autres Levures, pour produire un mycélium banal, *copulent* dès qu'elles sont mises en liberté sur un milieu favorable (fig. 382).

Un cas comparable à celui de ces Levures est réalisé, d'après Mlle WIEBEN, chez les Exoascacées du genre *Taphrina* : chez *T. epiphylla* et *T. Klebahni*, les ascospores germent en produisant des conidies-levures ; ce sont celles-ci, toutes semblables les unes aux autres et de dimensions approximativement égales, qui fonctionnent comme gamètes (fig. 381).

Enfin, dans le groupe des Basidiomycètes, il est bien établi, par les travaux de BREFELD, BAUCH, RAWITSCHER, PARAVICINI, que chez un certain nombre d'Ustilaginales, les gamètes sont des éléments résultant de la germination de la « spore charbonneuse » (cf. p. 831) : soit les basidiospores (fig. 334), soit les quatre cellules de la baside, qui copulent deux à deux (fig. 341).

LES GAMÈTES CHEZ LES CONJUGUÉES ET LES DIATOMÉES

Dans tous les groupes végétaux envisagés précédemment, il a été possible de donner des gamètes une description cohérente, les déviations, constatées chez les Champignons, à l'orthogenèse qui, du cas du *Polytoma*, conduit à celui des Archégoniates, étant expliquées par le passage de la vie aquatique à la vie aérienne. Les Conjuguées et les Diatomées du groupe des *Pinnatae*, encore appelées Diatomées benthiques (1), Algues essentiellement aquatiques, réalisent un type de gamètes très analogue à celui qui vient d'être décrit chez les Champignons terrestres les plus évolués : les gamètes sont, dans ces deux groupes d'Algues, des cellules végétatives apparemment banales, fonctionnant sans aucune transformation visible.

Les gamètes des Conjuguées.

Chez les *Zygnémacées* (*Spirogyra*, *Zygnema*, *Mougeotia*), le thalle est constitué de cellules cylindriques, toutes pareilles les unes aux autres, disposées bout à bout, de manière à constituer des filaments non ramifiés. Les gamètes sont, chez de nombreuses espèces, des cellules apparemment quelconques, c'est-à-dire ressemblant aux cellules végétatives banales. Mais, en réalité, les cellules qui fonctionnent comme gamètes sont, ainsi qu'on a pu le démontrer dans un très grand nombre de cas, *des cellules jeunes*, résultant de la division, plus ou moins répétée, d'éléments végétatifs, et qui, très souvent, n'ont pas encore atteint leurs dimensions définitives. Chez toutes ces Zygnémacées, les gamètes sont morphologiquement isogames. Dans de multiples espèces de *Spirogyra*, les cellules qui se comportent

1. Il semble que les gamètes des Diatomées planctoniques, appartenant au groupe des *Centricae*, soient des éléments mobiles à deux flagelles, parfois dimorphes (hétérogamie), pouvant être rattachés au schéma général ; on les appelle *microspores* (BERGON, 1903-1904 ; SCHILLER, 1909 ; PAVILLARD, 1914.)

comme gamètes femelles, *se renflent* d'une manière plus ou moins accusée : ces espèces sont donc hétérogames.

Chez les *Desmidiacées* (*Closterium*, *Cosmarium*, *Cylindrocystis*, etc...), chaque individu est constitué d'une seule cellule de forme plus ou moins compliquée. Or, chaque individu est ici susceptible d'entrer en conjugaison, pour former un œuf, avec un autre individu semblable. Ici encore, l'élément végétatif fonctionne directement, sans présenter la moindre modification morphologique ou cytologique discernable, comme gamète.

Les gamètes des Diatomées benthiques.

Les gamètes des Diatomées benthiques répondent à plusieurs types différents.

a) Le cas le plus simple est réalisé chez certaines espèces, telles que *Surirella calcarata* et *S. saxonica*, *Rhoicosphenia curvata*, certaines variétés de *Cocconeis placentula*, etc... Chez ces Diatomées, les gamètes sont, comme chez les Desmidiacées, les protoplastes de cellules qui, dans leur morphologie externe, ne présentent aucun caractère spécial. Toutefois, du point de vue cytologique, ces cellules-gamètes des Diatomées benthiques présentent des caractères très particuliers. Voici leur histoire chez *Surirella saxonica*, bien étudié par KARSTEN : dans chacune des deux cellules-gamètes (reconnaissables parce qu'elles se sont déjà étroitement rapprochées), le noyau subit deux divisions successives ; des quatre noyaux ainsi formés, deux dégénèrent, tandis que les deux autres grossissent ; mais, bientôt, de ces deux derniers noyaux, l'un dégénère à son tour ; l'autre, demeuré seul, fonctionnera comme noyau sexuel. Or, ces deux divisions successives *sont les divisions réductrices*, à la suite desquelles le nombre des chromosomes primitivement de 130, est réduit à 65 : les quatre noyaux qui en résultent, et dont trois dégénèrent, constituent une tétrade typique. Chez *Cocconeis placentula*, var. *klinoraphis*, étudié par GEITLER, le noyau des deux cellules-gamètes, déjà rapprochées, entre, peu avant la fécondation, en caryocinèse ; cette mitose est hétérotypique et conduit à la constitution de deux noyaux haploïdes ; mais l'un de ces noyaux dégénère avant même d'être définitivement formé. Le noyau restant subit une seconde division, homéotypique cette fois, et, des deux nouveaux noyaux qui en résultent, l'un encore dégénère aussitôt, l'autre constituant le noyau sexuel. La formation des gamètes chez *Cocconeis placentula*, var. *klinoraphis* présente donc exactement les mêmes caractères essentiels que l'ovogenèse des Animaux : les deux noyaux dégénérescents sont, chez cette Diatomée, rigoureusement les homologues des globules polaires (fig. 327).

b) Un cas plus complexe est réalisé chez d'autres espèces, telles que *Cocconeis placentula*, var. *pseudolineata*, également étudié par GEITLER. Ici, la conjugaison a lieu, presque toujours, entre deux cellules végétatives de dimensions différentes : l'une, volumineuse, peut être considérée comme femelle, l'autre, petite, interprétée comme mâle. La formation du noyau sexuel par méiose présente, d'ailleurs, les mêmes caractères que dans le premier cas.

c) Chez la plupart des Diatomées benthiques, un troisième cas, qui est sans doute primitif, est la règle : les gamètes sont des cellules spécialisées, formées, *au nombre de* 2, dans des cellules végétatives. Dans toutes les Diatomées présentant ce caractère (*Cymbella lanceolata*, *Nitzchia subtilis*, *Rhopalodia gibba*, etc...), le noyau des cellules, déjà accolées deux à deux, où vont se for-

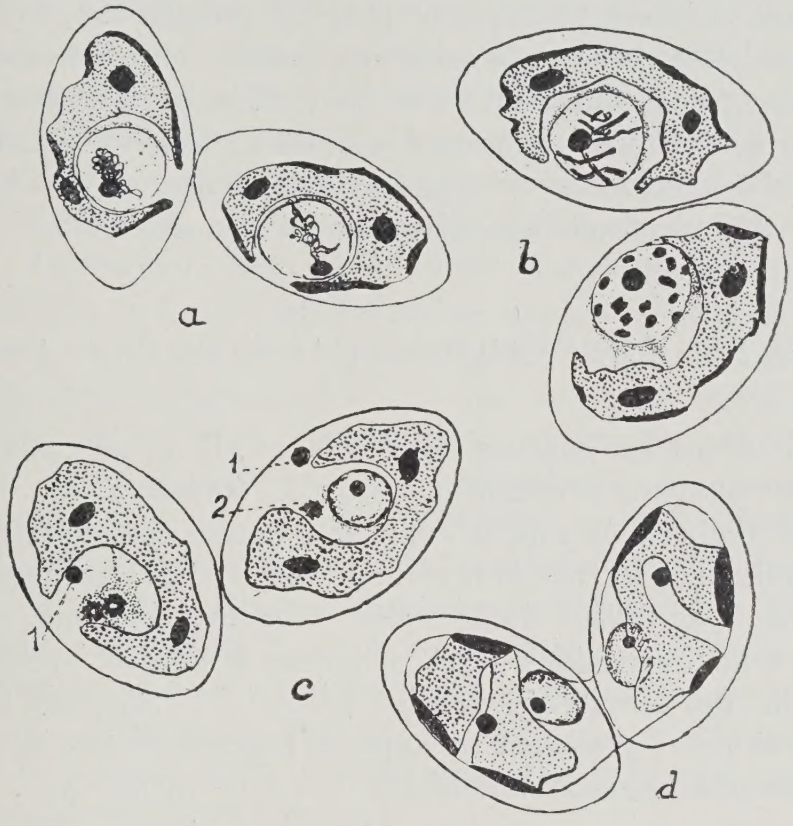


FIG. 327. — Transformation des cellules végétatives en gamètes chez *Cocconeis placentula*, var. *klinoraphis*. — *a*. Deux cellules végétatives accouplées avec noyau en synizesis. — *b*. Suite du phénomène : deux cellules accouplées, l'une avec noyau au stade du strepsinema, l'autre avec noyau en diacinèse. — *c*. Deuxième mitose réductrice (cellule de gauche) et fin de la méiose (cellule de droite). *Dans la cellule de gauche*, on distingue les deux couronnes chromosomiques de la seconde mitose s'éloignant l'une de l'autre (anaphase ; la figure anaphasique est vue obliquement, de sorte que les deux couronnes de chromosomes paraissent juxtaposées) ; 1, l'un des deux noyaux résultant de la mitose hétérotypique et en voie d'atrophie. *Dans la cellule de droite*, l'un des deux noyaux résultant de la seconde mitose (homéotypique) est constitué ; l'autre (2), est en voie de disparition ; 1, noyau atrophié issu de la première mitose. — *d*. Début de la copulation (d'après GEITLER, 1928).

mer les couples de gamètes subit d'abord une division hétérotypique parfaitement caractérisée (cf. fig. 333, *a*) ; puis, entre les noyaux-fils ainsi formés, le protoplasma se clive (cf. fig. 333, *b*) en deux masses *égales* (*Rhopalodia*, *Nitzchia*) ou *inégales* (*Cymbella*) ; dans chacune de ces deux masses, le noyau se divise par mitose homéotypique et l'un des noyaux-fils ainsi formés dégénère (cf. fig. 333, *c*). Finalement, dans chaque cellule-gamétange, on constate la présence de deux masses de protoplasma nu, uninucléées, égales ou inégales : ce sont les gamètes. Quand ces derniers sont inégaux, le plus petit, que l'on doit considérer comme mâle, n'entrera en

copulation qu'avec un gamète plus gros, le plus volumineux, femelle, ne copulera qu'avec un gamète plus petit. Chez *Rhoicosphenia curvata*, étudié par VON CHOLNOKY, le protoplasma ne subit aucun clivage entre les noyaux-fils ; au moment de la fécondation, le protoplaste de chaque cellule sexuelle renferme donc 2 noyaux, répondant aux 2 gamètes qui auraient dû s'individualiser ; un seul de ces noyaux fonctionnera comme noyau sexuel. Ce cas est ainsi un intermédiaire entre le type *Cymbella* et le type *Surirella*.

Isogames ou hétérogames, répondant au contenu entier de cellules végétatives ou à une partie seulement de ce contenu, les gamètes des Diatomées benthiques présentent une remarquable unité : comme ceux des Levures du type *Saccharomycodes*, de certaines Ustilaginales, et des Animaux, ce sont des éléments résultant immédiatement d'une méiose.

GAMÈTES DES VÉGÉTAUX ET GAMÈTES DES ANIMAUX

Après avoir décrit les gamètes des Végétaux, il ne sera pas dépourvu d'intérêt de les *comparer* brièvement *à ceux des Animaux*.

Il convient d'abord de rappeler que la comparaison doit être limitée, du côté végétal, aux gamètes de la série des êtres chez lesquels la fécondation se produit en milieu fluide ; chez tous les Animaux, en effet, la fécondation a lieu, soit dans l'eau, soit dans le liquide spermatique et, sauf exceptions qui seront négligées ici (*Ascaris*, Décapodes), les gamètes mâles sont mobiles et possèdent un appareil locomoteur très développé.

Les gamètes des Animaux répondent tous à un même type.

A. — *Les gamètes femelles* sont des éléments immobiles, plus ou moins régulièrement sphériques, uninucléés, et possédant dans leur cytoplasme, des matériaux nourriciers (deutoplasme), extraordinairement abondants chez les ovipares, où ils constituent la seule ressource nutritive de l'embryon, en beaucoup moindre quantité chez les vivipares. L'œuf des vivipares ressemble, à de nombreux égards, aux oosphères des Végétaux ; les Archégoniates, chez lesquelles l'œuf se développe sur la plante-mère sont, d'ailleurs, à ce point de vue, dans les mêmes conditions physiologiques que les Animaux vivipares ; quant aux oosphères des Algues, qui sont fécondées puis se segmentent hors de la plante-mère, elles possèdent de la chlorophylle et peuvent se passer d'abondantes réserves.

Chez les Végétaux, l'oosphère des Gymnospermes est particulièrement comparable, ainsi qu'on l'a déjà dit, à l'œuf des Animaux. La comparaison peut être étendue aux modifications que présente le noyau lors de la maturation du gamète femelle : chez les Animaux, comme chez les Gymnospermes le noyau subit, à ce moment, un énorme accroissement de volume.

B. — *Les gamètes mâles* ou spermatozoïdes des Animaux présentent une structure très complexe et qui, de plus, paraît varier considérablement suivant les groupes systématiques. Il semble, toutefois, que l'on puisse dégager, de la diversité des faits décrits, quelques notions générales. Les

spermatozoïdes des Animaux possèdent essentiellement une partie antérieure plus ou moins renflée : la *tête*, et une partie postérieure, affectant la forme d'un long et fin filament, très flexible, animé de mouvements rapides qui assurent les déplacements du spermatozoïde : la *queue*. Au point de vue structural, la tête comprend principalement le noyau, surmonté d'un capuchon de forme et de volume variables : le *perforatorium* ; celui-ci est constitué, semble-t-il, en majeure partie tout au moins, par un corps, l'*acrosome*, dont PARAT soutient, au moyen d'arguments paraissant démonstratifs, l'origine vacuolaire ; il s'agit là d'un élément résultant de la fusion de grains sécrétés dans les vacuoles du spermatocyte. Outre l'acrosome, le perforatorium comporte, dans de très nombreux cas, semble-t-il, un ou plusieurs centrosomes (CHAMPY, GRASSÉ, Batraciens ; DUESBERG, Rat ; Mlle TUZET, Gastéropodes, etc...). Noyau et perforatorium sont enveloppés d'une très mince couche de cytoplasme. La queue est constituée par un long flagelle, presque entièrement revêtu d'une mince gaine cytoplasmique, nu dans sa partie terminale. Dans la région initiale de la queue, c'est-à-dire au niveau de son point d'attache sur la tête, région appelée *segment intermédiaire* du spermatozoïde, la gaine cytoplasmique est, sur une longueur variable, plus épaisse, et tient en suspension des éléments du chondriome (mitochondries isolées ou condensées en un ou plusieurs corps mitochondriaux ou « Nebenkern »), et un ou deux centrosomes ; ces derniers sont toujours situés au pôle inférieur du noyau, et sur l'un d'eux est inséré le flagelle qui constitue l'axe de la queue ; ces centrosomes constituent, avec ceux existant éventuellement dans le perforatorium, une cinétide plus ou moins complexe et encore mal connue (cf. LWOFF, 1930).

Une comparaison précise entre les spermatozoïdes ainsi conformés des Animaux et ceux des Végétaux supérieurs, est difficile car la structure de ceux-ci est beaucoup plus mal connue que celle de ceux-là. Un parallèle très superficiel encore paraît seul possible. Dans ces conditions, une première ressemblance s'offre à l'esprit : chez tous les Végétaux, sans exception, qui possèdent des spermatozoïdes, ceux-ci sont constitués d'une *tête*, comparable à celle des spermatozoïdes animaux, dans laquelle le noyau tient la place essentielle, et d'une *queue*, formée d'un, deux ou plusieurs flagelles. D'autre part, le flagelle axile de la queue des spermatozoïdes animaux, de même que les flagelles des spermatozoïdes végétaux, s'insèrent sur des centrosomes spécialisés (mastigosomes).

Mais ces ressemblances sont accompagnées de *différences notables* : dans tous les spermatozoïdes végétaux, la queue est insérée *à l'extrémité antérieure* de la tête ; la queue joue un rôle de *traction* ; elle entraîne la tête ; dans presque tous les spermatozoïdes animaux, la queue est insérée *à l'extrémité postérieure* de la tête ; la queue joue un rôle de *propulsion* ; elle repousse la tête. A cette opposition, d'un caractère très général, paraît exister toutefois une exception : chez certains Turbellariés Rhabdocœles et Acœles (*Castrada*, *Procerodes*, *Plagiostoma*, *Alphanostoma*, *Darwinia*) et quelques Turbellariés Polyclades (*Leptoplana*), les spermatozoïdes

offrent une tête en forme de spirale lâche et allongée portant, *à son extrémité antérieure*, deux longs flagelles : de tels spermatozoïdes ressemblent extérieurement à ceux des Bryophytes ; KOLTZOFF, qui a étudié la spermatogenèse chez *Procerodes* a observé que la spermatide, au début de son modelage, se présente comme une cellule globuleuse, pourvue de deux flagelles apicaux, construite, semble-t-il, sur le type acroconté caractéristique des cellules mobiles (zoospores et gamètes) des Volvocales : chez ce Turbellarié, l'ontogenèse des spermatozoïdes reproduirait donc les traits de la phylogenèse des microgamètes dans les séries des Volvocales-Bryophytes.

A la différence très générale entre les spermatozoïdes végétaux *entraînés*, et les spermatozoïdes animaux, *propulsés*, s'en ajoutent d'autres : les microgamètes des Végétaux sont toujours dépourvus d'acrosome. Les sécrétions vacuolaires, desquelles résulte cet acrosome, si importantes dans l'évolution des spermatides en spermatozoïdes, chez les Animaux, semblent être négligeables ou nulles chez les Végétaux.

P.-A. DANGEARD, comparait jadis (1901) les spermatozoïdes animaux aux cellules de *Polytoma* ; après lui, DOBELL (1909), LÉGER et DUBOSCQ (1910), PRENANT (1912), DUBOSCQ (1918), GRASSÉ (1927), CHATTON (1931) ont insisté, d'une manière très intéressante, sur les ressemblances existant entre les spermatozoïdes animaux et les Flagellés : les spermatozoïdes constitueraient, chez les êtres les plus évolués, un vestige du type ancestral commun : l'organisme flagellé. Pour soutenir la comparaison, ces savants font surtout appel aux caractères de l'appareil cinétique; GRASSÉ considère, de plus, l'*idiozome* des spermatocytes, élément qu'il interprète comme homologue du corps parabasal des Flagellés. Or, les analogies aperçues entre l'appareil cinétique des Flagellés et celui des spermatozoïdes paraissent évidentes, encore qu'il soit souvent difficile de les suivre dans le détail ; quant à cette différence séparant les spermatozoïdes animaux des Flagellés : l'insertion des flagelles à l'extrémité antérieure du corps chez ceux-ci, à l'extrémité postérieure chez ceux-là, elle est expliquée, d'une manière satisfaisante, par GRASSÉ ; mais les homologies que celui-ci veut établir entre le corps parabasal et l'idiozome sont discutées : le parabasal serait une annexe centrosomienne (Cf. p. 276) ; l'idiozome des spermatocytes serait, par contre, d'après PARAT et ses collaborateurs, une association de vacuoles et de chondriosomes spécialisés (*lépidosomes*).

Il semble ressortir de ces tentatives de comparaison que les spermatozoïdes des Animaux et des Végétaux, cellules vivant, comme les Flagellés, dans un milieu liquide, présentent, avec ces Protistes, certaines ressemblances cytologiques, expression d'analogies fonctionnelles. Les spermatozoïdes des Végétaux inférieurs sont, d'ailleurs, des cellules acrocontées, qui reproduisent, sans modifications notables, le type réalisé chez de nombreux Flagellés ; mais, à mesure que l'on considère des groupes plus évolués, on observe des altérations, qui finissent par devenir assez profondes, de ce type primitif ; il devient, dès lors, très difficile d'établir une comparaison détaillée entre la structure d'un spermatozoïde animal, par exemple, et celle d'un Flagellé.

LA FÉCONDATION

L'étude des phénomènes de la fécondation comporte deux parties : il faut, en effet, considérer d'abord les *phénomènes externes*, c'est-à-dire le rapprochement, la mise en contact et la fusion des gamètes, puis les *phénomènes internes*, c'est-à-dire ceux qui se déroulent dans l'intimité de l'œuf, sitôt après la copulation.

LES PHÉNOMÈNES EXTERNES DE LA FÉCONDATION

On envisagera d'abord un premier cas, celui des plantes chez lesquelles les deux gamètes, identiques morphologiquement l'un à l'autre, jouent tous deux exactement le même rôle au moment de la fécondation ; chez ces plantes, l'isogamie est totale, au double point de vue morphologique et physiologique. On étudiera ensuite les cas, beaucoup plus nombreux, de fécondation hétérogamique, c'est-à-dire entre gamètes différant au moins par leur comportement à l'instant de la copulation.

Les fécondations isogamiques

L'isogamie complète, à la fois morphologique et physiologique, est très répandue chez les Végétaux inférieurs : chez les Volvocales et les Ulothricales, d'une part, où les gamètes sont mobiles, chez les Conjuguées, beaucoup de Diatomées benthiques, les Mucorinées, le *Spermophthora*, les Endomycétatées et les Levures, d'autre part, où les gamètes (ou les gamétanges) sont immobiles.

Volvocales et Ulothricales.

Chez les Volvocales et les Ulothricales, la fécondation est isogamique dans la majorité des espèces : chez *Polytoma* (fig. 328, *1* à *4*), chez de nombreux *Chlamydomonas* (fig. 328, *4* à *8*), chez les *Ulothrix*, les Ulvacées (*Ulva*, *Enteromorpha*), les Chaetophoracées (*Stigeoclonium*, *Draparnaldia*); une isogamie du même type, avec gamètes de même forme, existe en outre chez les Siphonocladales (*Cladophora*, *Acetabularia*, *Dasycladus*). Dans tous les cas, les gamètes sont des cellules toutes identiques, du type acroconté. Au moment de la fécondation, ces cellules mobiles se rapprochent deux à deux, puis entrent en contact, *régulièrement au niveau de leur extrémité antérieure*. Si le gamète est limité par une paroi cellulosique (*Chlamydomonas*), celle-ci est alors rejetée et, seuls, entrent en copulation les protoplastes nus (fig. 328, *6*). Le contact, d'abord limité au point d'insertion des flagelles, ne tarde pas à s'élargir et les gamètes, largement soudés

par leur partie antérieure forment alors un corps unique, à peine rétréci au niveau de la zone de fusion (fig. 328, 7), de chaque côté de laquelle persistent encore, parfois, les deux paires de flagelles. Ceux-ci disparaissent

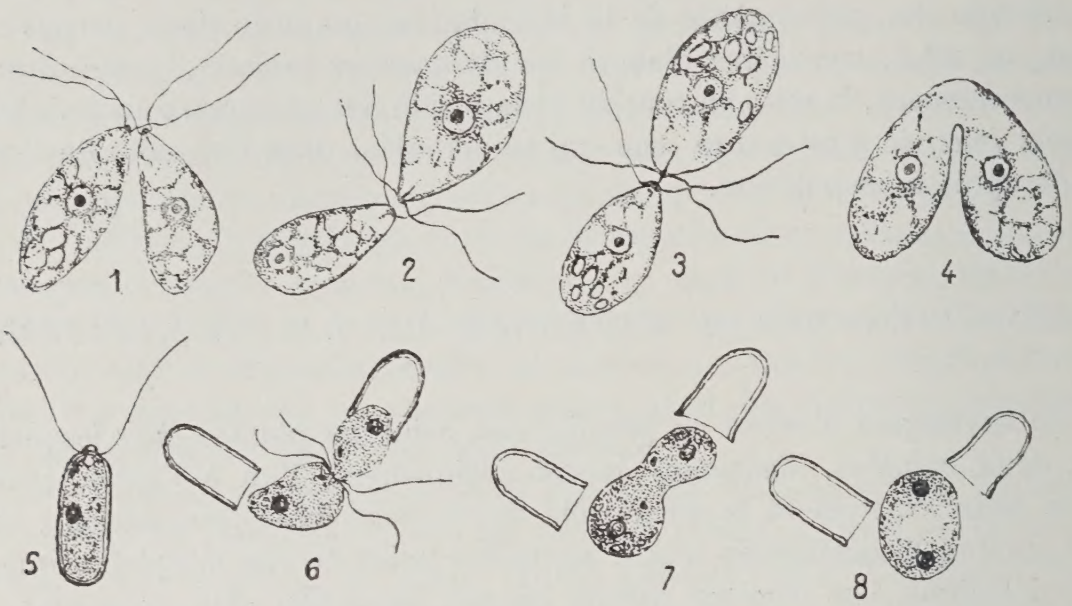


FIG. 328. — De 1 à 4, stades successifs de la conjugaison des gamètes de *Polytoma uvella* (d'après P. A. DANGEARD, 1910). — 5, Gamète isolé de *Chlamydomonas media* et, de 6 à 8, stades successifs de la conjugaison chez la même Algue (d'après KLEBS, 1883).

rapidement ; l'ensemble des deux gamètes fusionnés devient sphérique : l'œuf est constitué (fig. 328, 8).

Conjuguées.

Chez les Conjuguées, l'isogamie complète existe chez toutes les Desmidiacées et, parmi les Zygnémacées, dans le genre *Mougeotia*.

On sait que, chez les Desmidiacées, les gamètes sont deux individus de type apparemment banal, limités, par conséquent, par une forte paroi cellulosique. Les deux cellules-gamètes se rapprochent et se disposent parallèlement l'une à l'autre, tandis que les coques cellulosiques s'ouvrent suivant une ligne correspondant généralement au plan transversal de symétrie de l'organisme ; les protoplastes des deux cellules sexuelles glissent, l'un et l'autre, hors de leur enveloppe rigide et se fusionnent tout aussitôt. L'œuf est une masse globuleuse ou polyédrique, à laquelle restent souvent attachées les moitiés vides des coques cellulosiques.

L'appareil végétatif des *Mougeotia* est constitué par des files non ramifiées de cellules exactement pareilles. Toutes ces cellules peuvent fonctionner comme gamètes. A cet effet, deux cellules voisines, mais appartenant à des filaments différents fortuitement rapprochés, émettent, l'une vers l'autre un tube digitiforme ; les deux tubes se rejoignent et se fusionnent à leur extrémité. Deux cas principaux peuvent alors se produire. Dans la section *Staurospermum*, le canal de copulation devient rapidement très

large, de sorte que les deux cellules voisines n'occupent plus qu'une seule cavité, dans laquelle leurs protoplastes se fusionnent pour former une masse unique, plus ou moins régulièrement polyédrique (fig. 329, *a*). Dans la section *Mesocarpus*, le canal de copulation reste tubuleux ; les protoplastes des cellules entre lesquelles la communication est ainsi établie, y pénètrent et s'y fusionnent dans sa partie médiane ; pour recevoir ces protoplastes confondus, celle-ci se dilate et devient sphérique ou ovoïde : l'œuf ainsi formé est donc, dans ce cas, suspendu à égale distance des deux cellules-gamètes, dans le canal copulateur (fig. 329, *b*). Des cas d'isogamie plus ou moins analogues ont été décrits également dans le genre *Zygnema*.

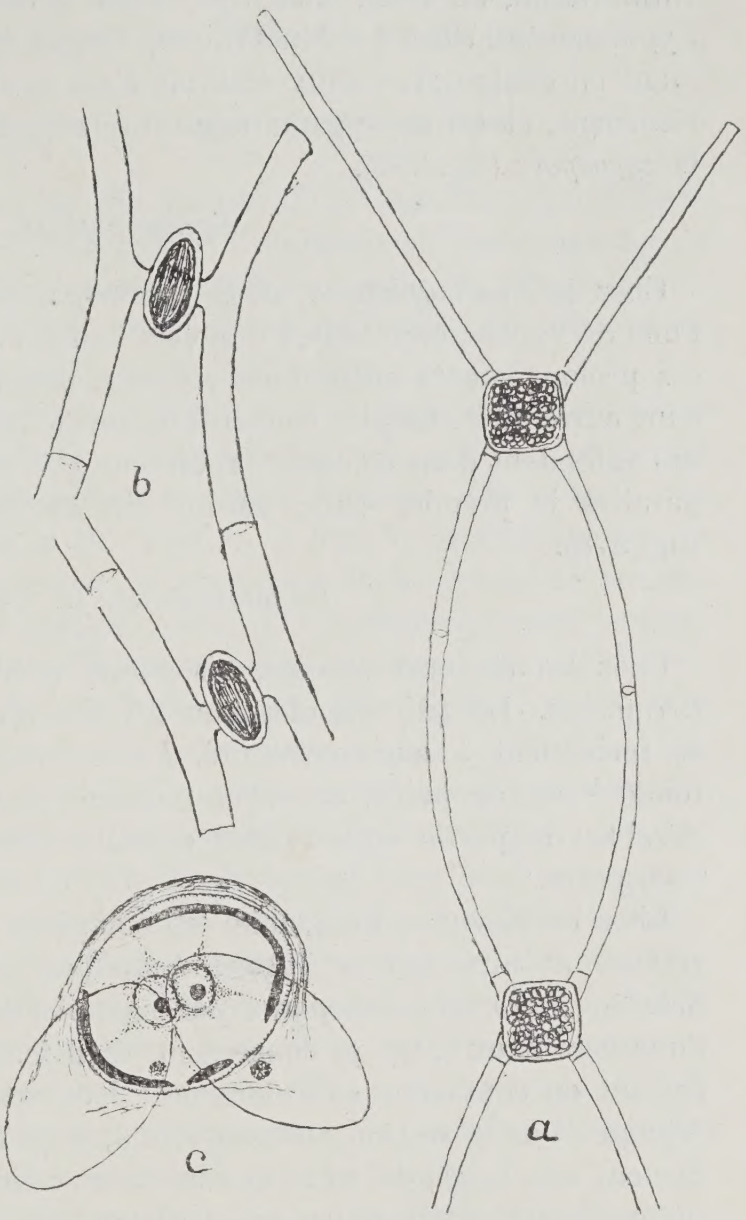


FIG. 329. — *a*. Fécondation isogamique chez *Mougeotia elegantula* (d'après WITTROCK. 1878). — *b*. Fécondation isogamique chez *Mougeotia depressa* (d'après KÜTZING). — *c*. Fécondation isogamique chez *Cocconeis placentula*, var. *klinoraphis* ; suite de la fig. 327, *d* : les deux valves de la Diatomée sont vidées et leurs contenus fusionnés, forment entre elles une masse ovoïde binucléée (d'après GEITLER, 1928).

Diatomées benthiques.

Chez de nombreuses Diatomées benthiques, les phénomènes externes de la fécondation présentent les mêmes caractères que chez les Desmidiacées. Les deux cellules gamètes, limitées par leurs valves silico-pectiques, se rapprochent (attirées par chimiotactisme ?) ; quand elles se trouvent au voisinage immédiat l'une de l'autre, elles sécrètent autour d'elles un abondant mucilage ; puis leurs valves s'ouvrent ; les protoplasmes sortent et se fusionnent, entre les gamètes, en une masse unique, de forme sphérique, ovoïde ou irrégulière (fig. 329, *c*).

Mucorinées.

La fécondation des Mucorinées a été décrite, pour la première fois, par Ehrenberg, en 1820, chez *Sporodinia grandis*, et comparée à celle des Zygnémacées. Chez les Mucorinées, les gamétanges-gamètes entrent largement en contact. Les deux cloisons ainsi appliquées l'une contre l'autre se résorbent, et les deux gamétanges ne forment plus qu'une masse unique : la *zygospore* (fig. 337).

Spermophthora.

Chez le *Spermophthora*, deux spores-gamètes se trouvant au voisinage l'une de l'autre, émettent, l'une vers l'autre, un prolongement digitiforme ; ces prolongements entrent en contact, puis se fusionnent au niveau de leurs extrémités. Le plus souvent, les protoplastes des deux cellules-gamètes se confondent dans ce canal copulateur, et c'est au milieu de celui-ci qu'apparaîtra le premier tube germinatif, ébauche du mycélium secondaire (fig. 378).

Endomycétacées et Levures.

Chez les Endomycétacées, l'isogamie totale est réalisée dans le genre *Eremascus*. Les diverticules-gamètes formés par deux cellules voisines se fusionnent à leur extrémité. Les protoplastes des gamètes se confondent en ce point, au niveau duquel se produit un renflement considérable ; la partie ainsi renflée constitue l'œuf, dans lequel naîtront les ascospores.

Chez les Levures, l'isogamie est complète dans beaucoup d'espèces se rattachant aux genres *Zygosaccharomyces et Schizosaccharomyces* ; chez *Schizosaccharomyces octosporus*, par exemple, deux cellules voisines émettent, l'une vers l'autre, un prolongement digitiforme ; ces deux prolongements entrent en contact et se fusionnent à leur extrémité. Puis, comme chez les *Mougeotia* de la section *Staurospernum*, le canal de copulation devient rapidement très large, de sorte que les deux cellules voisines n'occupent plus qu'une seule cavité dans laquelle leurs protoplastes sont totalement confondus (fig. 338).

Les fécondations hétérogamiques

La tendance à l'hétérogamie morphologique est, on le sait, un des traits essentiels de l'évolution des cellules sexuelles. Or, l'hétérogamie n'est pas seulement morphologique : en même temps que les gamètes mâles et femelles se différencient morphologiquement, ils se différencient, d'une manière correspondante, dans leur comportement au moment de la fécondation. Cette hétérogamie, que l'on peut appeler *fonctionnelle*, devance même, parfois, l'hétérogamie morphologique. On doit donc s'attendre à trouver, dans l'hétérogamie fonctionnelle, des degrés successifs plus nombreux encore que dans l'hétérogamie envisagée du seul point de

vue des formes. Pour décrire clairement les phénomènes externes de fécondation hétérogamique, il conviendra de subdiviser cet exposé en trois parties : on envisagera d'abord les fécondations hétérogamiques avec *gamètes mobiles*, puis avec gamètes *immobiles* ; on étudiera, enfin, la *siphonogamie*, mode de fécondation propre aux Végétaux supérieurs.

Fécondations hétérogamiques avec gamètes mobiles.

Leur étude est intéressante, car elle montre d'une manière particulièrement nette, tous les intermédiaires entre l'isogamie et l'hétérogamie la plus accentuée. On considérera successivement à ce point de vue, les acrocontées (Volvocales, Ulothricales, Siphonocladales, etc.), les pleurocontées (Phéophycées, *Vaucheria*), enfin les Archégoniates.

L'hétérogamie chez les acrocontées. — C'est dans le genre *Chlamydomonas* que se manifeste pour la première fois l'hétérogamie, dans la série des Volvocales. Certains *Chlamydomonas*, en effet, forment, on le sait, des gamètes de taille inégale, et la fécondation a lieu, constamment, entre deux éléments de volume différent, le plus petit étant considéré comme gamète ♂, le plus gros comme gamète ♀. Les deux cellules sexuelles entrent ici, en contact, comme chez les *Chlamydomonas* isogames, par leur extrémité antérieure, au niveau du point d'insertion des flagelles ; mais elles n'abandonnent pas ensuite, l'une et l'autre, leurs coques cellulosiques et, si l'on s'en réfère aux observations de Goroschankine sur *Chlamydomonas Braunii*, les processus de fécondation se poursuivent de la manière suivante: les protoplastes des gamètes se rétractent légèrement dans leurs enveloppes cellulosiques respectives, en même temps que les flagelles disparaissent ; puis une ouverture se forme au point de contact des deux cellules sexuelles et, par cet orifice, le protoplaste tout entier du gamète mâle émigre dans le gamète femelle ; les deux protoplastes ♂ et ♀ se confondent aussitôt. Chez cette espèce, l'hétérogamie est donc complète : morphologique (différences de volume entre les gamètes) et fonctionnelle (mobilité du gamète mâle, dont le contenu va se déverser dans le gamète femelle).

Chez les autres Acrocontées hétérogames, les phénomènes de la fécondation n'ont pas été suivis d'une manière aussi parfaite ; le plus souvent, l'acte même de la fécondation n'a pas été observé. Dans certains cas, cependant, la fusion des deux gamètes a été décrite, et paraît présenter des caractères quelque peu différents de ceux qu'elle offre chez *Chl. Braunii*. Chez *Codium tomentosum*, Siphonale dont la fécondation a été observée par Berthold, le gamète mâle est beaucoup plus petit et plus mobile que le gamète femelle ; au moment de la fécondation, il vient d'abord accoler son extrémité antérieure au voisinage de celle du macrogamète, puis il ne tarde pas à s'accoler, sur toute sa longueur, contre ce dernier. L'accolement devient de plus en plus intime et, finalement, les deux gamètes, qui sont, ici, suivant la règle générale, des éléments nus, sans enveloppe squelettique, finissent par se confondre totalement. Pendant ce temps, les flagelles ont disparu, et l'œuf, à peine plus volumineux que le gamète femelle, devient

un élément sphérique, qui ne tarde pas à s'entourer d'une membrane.

L'hétérogamie chez les pleurocontées. — Les phénomènes externes de la fécondation sont particulièrement bien connus dans la série des pleurocontées, parce que les Phéophycées qui la constituent presque exclusivement, se prêtent, d'une manière remarquable, à cette étude.

Le premier cas que l'on envisagera est celui d'*Ectocarpus siliculosus*, dont la fécondation a été étudiée, dans tous ses détails, par BERTHOLD, dans un Mémoire classique (1881). Dans cette espèce, les gamètes offrent

FIG. 330. — Divers stades de la fécondation chez *Ectocarpus siliculosus*. — 1 et 2 : certains gamètes, devenus immobiles (gamètes femelles), sont entourés par un grand nombre d'autres gamètes très mobiles (gamètes mâles). — 3, 4, 5, 9, 6, 7, 8, phases successives de la fusion de deux gamètes (d'après BERTHOLD, 1882, et OLTMANNS, 1922).

tous sensiblement la même dimension : l'isogamie peut être considérée comme parfaite du point de vue morphologique. Ces gamètes n'en appartiennent pas moins à deux types physiologiques extrêmement tranchés, comme le montre leur comportement au moment de la fécondation. Certains de ces gamètes, que l'on doit considérer comme femelles, cessent très rapidement de se mouvoir ; par un de leurs flagelles, ils s'attachent au substratum. Les autres gamètes — de sexe ♂ — restent, au contraire, extrêmement mobiles et ne tardent pas à venir se grouper, en grand nombre, autour des éléments femelles ; chaque gamète femelle immobile devient ainsi le centre d'attraction d'une multitude de gamètes mâles (fig. 330) qui se disposent régulièrement autour de lui, en s'attachant à sa surface par l'extrémité de leur

flagelle antérieur (le plus long) ; ces flagelles antérieurs sont agités de mouvements extrêmement rapides, communiquant aux gamètes mâles qui entourent le gamète femelle une vive agitation. Cette danse des éléments mâles autour de l'élément femelle se poursuit jusqu'à ce que l'un de ceux-ci, sous l'influence de causes indéterminées, vienne se fusionner avec celui-là ; tous les autres gamètes mâles se détachent et se dispersent alors. La fusion du gamète femelle avec le gamète mâle privilégié ne s'effectue pas instantanément : le long flagelle appartenant à l'élément mâle, qui les réunit d'abord, se raccourcit et s'épaissit (fig. 330, *3*, *4*, *5*, *9*), entraînant le corps du gamète mâle vers celui du gamète femelle ; puis les deux corps entrent en contact et se fondent rapidement en une masse unique (fig. 330, *6*, *7*, *8*) : l'œuf, qui ne tarde pas à s'entourer d'une membrane.

Chez *Ectocarpus secundus* (*Giffordia secunda*), étudié par Sauvageau et *Nemoderma tingitana*, étudié par Kuckuck, les gamètes sont de dimensions très différentes. Les gamètes femelles sont volumineux et animés de mouvements lents, les gamètes mâles petits et agiles. Au moment de la féconda-

Fig. 331. — Stades successifs de la fécondation chez *Nemoderma tingitana* (d'après Kuckuck, 1912).

dation le macrogamète cesse de se mouvoir et un gamète mâle vient s'accoler en un point quelconque de sa surface. Rapidement, le protoplaste nu du microgamète se confond avec celui du gamète femelle (fig. 331).

Chez les Cutlériales, les Dictyotales et les Fucales, l'hétérogamie morphologique est, on le sait, accentuée au maximum. Les gamètes femelles sont de volumineuses oosphères (encore flagellées et lentement mobiles chez les Cutlériales), les gamètes mâles des spermatozoïdes pleurocontés beaucoup plus petits que les gamètes femelles. Oosphères et spermatozoïdes sont rejetés, au moment de leur maturité, dans l'eau de mer, où a lieu la fécondation. Celle-ci a été décrite, pour les *Fucus*, par Thuret, en 1854, dans un mémoire classique : en plus de l'intérêt que présentent, en eux-mêmes, les phénomènes dont ils sont l'objet, cette description tire son caractère mémorable de ce fait qu'elle est la première qui ait été donnée de processus de fécondation entre une oosphère et des spermatozoïdes, c'est-à-dire de phénomènes de fécondation du type de ceux qui sont la règle chez les Animaux ; or, ce n'est qu'en 1875 qu'Oscar Hertwig retrouva, en décrivant la fécondation chez des Echinodermes (*Asterias glacialis*), des phénomènes très semblables à ceux que, 21 ans plus tôt, Thuret avait observés chez *Fucus vesiculosus*. Les oosphères exercent, vis-à-vis des spermatozoïdes qui nagent à proximité, une action attractive extrêmement intense (supposée de nature chimiotactique) ; les gamètes mâles vont ainsi se grouper,

en très grand nombre, contre la surface des oosphères : chaque oosphère se trouve ainsi enveloppée d'une véritable gaine de spermatozoïdes, dont les mouvements sont assez vifs pour la faire tournoyer lentement, malgré son poids relativement énorme (1). Au bout d'un temps variable, de l'ordre de quelques minutes, il arrive toujours qu'un spermatozoïde, sous des influences indéterminées, pénètre dans l'oosphère ; immédiatement, tous les autres spermatozoïdes se dispersent, comme si l'action chimiotactique exercée par le microgamète était subitement inhibée par la fécondation. Le spermatozoïde, minuscule, se confond très rapidement avec l'oosphère. L'œuf ainsi constitué ne tarde pas à s'entourer d'une membrane. FARMER et WILLIAMS, en étudiant la fécondation chez *Halidrys siliquosa*, et KUCKUCK, chez *Cutleria multifida*, ont retrouvé des faits très analogues ; il est donc vraisemblable que la fécondation de toutes ces Algues présente les mêmes caractères.

L'hétérogamie chez les stéphanocontées. — La fécondation des *Oedogonium* a été étudiée par KLEBAHN et par SPESSARD ; elle est très rapide. D'après SPESSARD, le spermatozoïde ne met guère plus d'une minute, exceptionnellement cinq minutes, pour traverser, par un canalicule étroit dans lequel il s'insinue en se déformant profondément, la paroi cellulosique de l'oogone et entrer dans le cytoplasme ♀.

L'hétérogamie chez les Archégoniates inférieures. — On sait que, chez les Archégoniates inférieures, le gamète femelle est une oosphère située dans un archégone, c'est-à-dire surmontée d'un tube plus ou moins allongé, le *col*, dont la cavité est pleine d'un mucilage assez fluide. Ce mucilage est un centre d'attraction extrêmement puissant pour les spermatozoïdes issus des anthéridies : les recherches classiques de PFEFFER ont démontré que cette attraction est un phénomène de chimiotactisme dû à la présence d'acide malique, ou de malates, dans le mucilage archégonial. Les spermatozoïdes vont ainsi s'accumuler, jusqu'à le remplir entièrement, dans le col de chaque archégone ; chez les Bryophytes, dont l'oosphère n'occupe pas toujours toute la cavité ventrale de l'archégone, les spermatozoïdes s'insinuent dans tout l'espace laissé libre entre le gamète femelle, qu'ils finissent par entourer complètement, et son enveloppe. Puis, au bout d'un temps indéterminé, un de ces spermatozoïdes pénètre dans l'oosphère. La pénétration paraît s'effectuer instantanément.

Fécondations hétérogamiques avec gamètes immobiles.

Dans de nombreux cas, les deux gamètes immobiles sont identiques l'un à l'autre : l'hétérogamie est strictement fonctionnelle. Dans les autres cas, l'hétérogamie est à la fois morphologique et fonctionnelle. On examinera successivement ces deux types d'hétérogamie avec gamètes immobiles.

1. Cette disposition rappelle celle que BERTHOLD a observée lors de la fécondation chez *Ectocarpus siliculosus*.

L'hétérogamie est strictement fonctionnelle. — L'hétérogamie strictement fonctionnelle est réalisée chez de nombreuses Zygnémacées, chez certaines Diatomées benthiques, et chez beaucoup de Champignons (*Spermophtora*, *Taphrina*, Ustilaginales).

Chez les Zygnémacées, l'hétérogamie strictement fonctionnelle est la règle dans de nombreuses espèces de *Zygnema* (elle coexiste, dans ce genre, avec l'isogamie parfaite) et de *Spirogyra* (elle coexiste, dans ce genre, avec l'hétérogamie à la fois morphologique et physiologique). Chez les *Zygnema* et les *Spirogyra* dioïques, la fécondation a lieu entre cellules-gamètes appartenant à deux filaments différents, rapprochés l'un de l'autre ; chez les espèces monoïques, la fécondation a lieu, indifféremment, entre cellules appartenant à deux filaments voisins, ou entre cellules contiguës d'un même filament. Les phénomènes externes de la fécondation ont été observés, pour la première fois, par O. F. Müller en 1782 ; mais leur nature sexuelle ne fut reconnue que par Vaucher, en 1803 ; la fécondation des Spirogyres n'en est pas moins, de toutes les fécondations, celle qui fut, la première, avant celle du *Mucor* et du *Fucus*, observée et décrite. de Bary en a donné, en 1858, une relation très complète et restée classique, qu'ont précisée ensuite de multiples travaux, notamment ceux d'E. Overton (1888), de Haberlandt (1890), de Chodat (1910-1914) et, plus récemment, ceux de Hemleben (1922), de Czurda (1925), enfin de Lloyd (1926). D'après ces nombreuses études, il semble que la fécondation soit, chez les Zygnémacées, un processus très complexe. Dans l'ensemble, elle consiste toujours essentiellement dans une migration du protoplaste de l'une des cellules-gamètes, considérée comme mâle, dans l'autre cellule-gamète, considérée comme femelle, puis dans une fusion en une masse unique, globuleuse ou ovoïde, l'*œuf*, des deux protoplastes ainsi réunis ; mais les détails de ce phénomène sont susceptibles de varier suivant les espèces. La description suivante, limitée aux processus ayant une importance générale, se rapportera surtout au genre *Spirogyra*, le mieux étudié.

Un premier stade est caractérisé par des phénomènes préparatoires. Chez les Spirogyres dioïques, les deux filaments de sexe opposé se rapprochent d'abord jusqu'à entrer *en contact intime*, au moins dans toute la région où se produiront des fécondations ; chez les Spirogyres monoïques, les gamètes étant ordinairement des cellules contiguës d'un même filament, la question de cette mise en contact des éléments sexuels ne se pose pas. Chez un *Zygnema* dioïque, P.-A. Dangeard signale que, vers ce même moment, la disposition des chloroplastes et du noyau change dans les gamètes ♂ : ces constituants protoplasmiques, normalement alignés suivant l'axe du filament, se disposent perpendiculairement à cet axe.

Les cellules qui, chez les Spirogyres ou les *Zygnema* dioïques, se trouvent alors intimement rapprochées, contractent entre elles des adhérences : les membranes cellulosiques de deux cellules voisines se soudent, sur un espace restreint, au moyen d'une substance cimentaire mucilagineuse ; puis, autour de cette zone de soudure, la paroi des deux cellules croît, de manière à former une protubérance cylindrique, souvent plus haute du côté

de l'élément qui fonctionnera comme gamète ♂ (*Sp. exilis*, p. ex.) ; parfois même (*Sp. punctata*, *conspicua*, p. ex.), la protubérance cylindrique n'est formée que par la cellule mâle exclusivement. Quoi qu'il en soit, ces élévations des parois, en s'allongeant, écartent l'un de l'autre les filaments en conjugaison ; ceux-ci présentent, dès lors, l'aspect « scalariforme » caractéristique: les deux thalles parallèles sont réunis transversalement, sur une plus ou moins grande longueur, par des prolongements tubuleux joignant les cellules de sexe opposé en autant de couples successifs. (fig. 332, *1*). Chez les Spirogyres monoïques, les deux cellules gamètes voisines fonctionnent comme celles d'*Eremascus* : de chaque côté de la cloison qui les sépare, elles émettent, l'une vers l'autre, un très court prolongement tubuleux ; ces deux prolongements entrent rapidement en contact, puis se soudent, par leur extrémité (fig. 332, *2*).

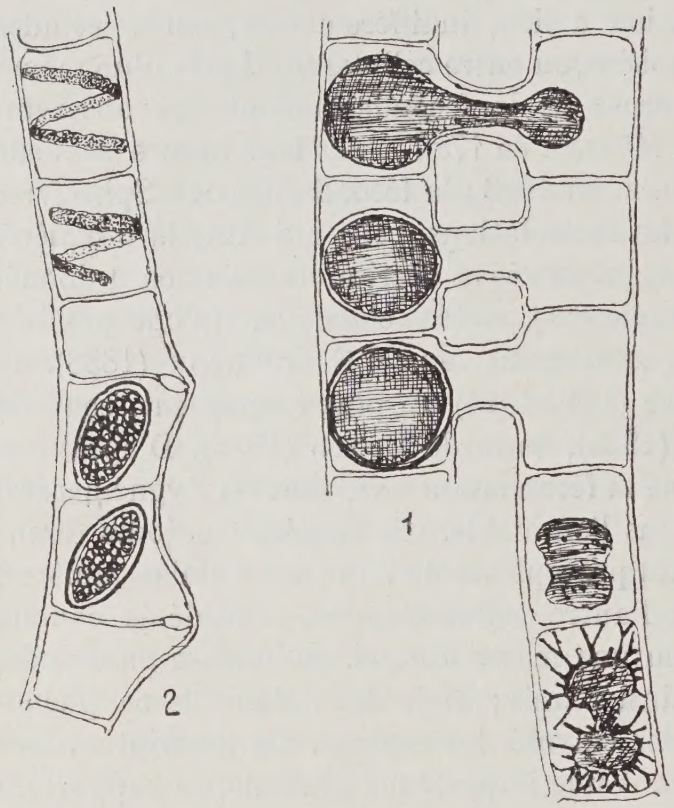


FIG. 332. — 1, Fécondation hétérogamique chez *Zygnema cruciatum* (d'après KÜTZING). — 2. Fécondation hétérogamique chez *Spirogyra condensata* (d'après P. PETIT, 1880).

Dans un *second stade* qui, dans toutes les espèces, présente le même caractère, les membranes se gélifient au niveau des points de soudure, et les cellules de sexe contraire se trouvent, dès lors, unies par des *tubes continus*. A ce moment, soit dans les deux cellules gamètes (type *Sp. maxima*), soit seulement dans la cellule mâle (type *Sp. varians*), le protoplaste tout entier s'est contracté et détaché des parois dans les cellules ♂ ; il s'est, de plus, approché de l'orifice du tube de communication et s'y est accolé.

Puis, dans un *troisième stade*, le protoplaste mâle s'engage dans le tube, et, lentement, le traverse pour aller se déverser dans la cellule femelle. Le protoplaste mâle subsiste parfois quelques instants à côté du protoplaste femelle contracté, sans se fusionner avec lui ; puis les deux protoplastes se confondent en une masse unique, globuleuse, qui ne tarde pas à s'entourer d'une membrane épaisse et complexe : l'œuf ou zygote.

Chez les Diatomées benthiques, des fécondations fonctionnellement hétérogamiques sont la règle dans de nombreuses espèces. Chez *Nitzchia subtilis*, par exemple, les deux cellules-gamétanges se rapprochent et s'entrecroisent au niveau de leur partie médiane ; entre les valves entr'ouvertes se forme un tube copulateur (dont le mode de formation et

la nature n'ont pas été précisés) fortement contourné, qui met en communication les deux gamétanges ; à ce moment, les divisions réductrices et cytoplasmiques, décrites plus haut, et qui aboutissent à la formation de deux gamètes par cellule-mère, sont en voie d'achèvement. Quand elles sont définitivement terminées, un des gamètes ainsi formés émigre, par le tube copulateur, dans l'autre gamétange, où il se fusionne avec l'un des gamètes qui s'y trouvent ; puis le gamète frère de celui qui vient d'être fécondé émigre, à son tour, en sens inverse, vers le gamétange d'où était

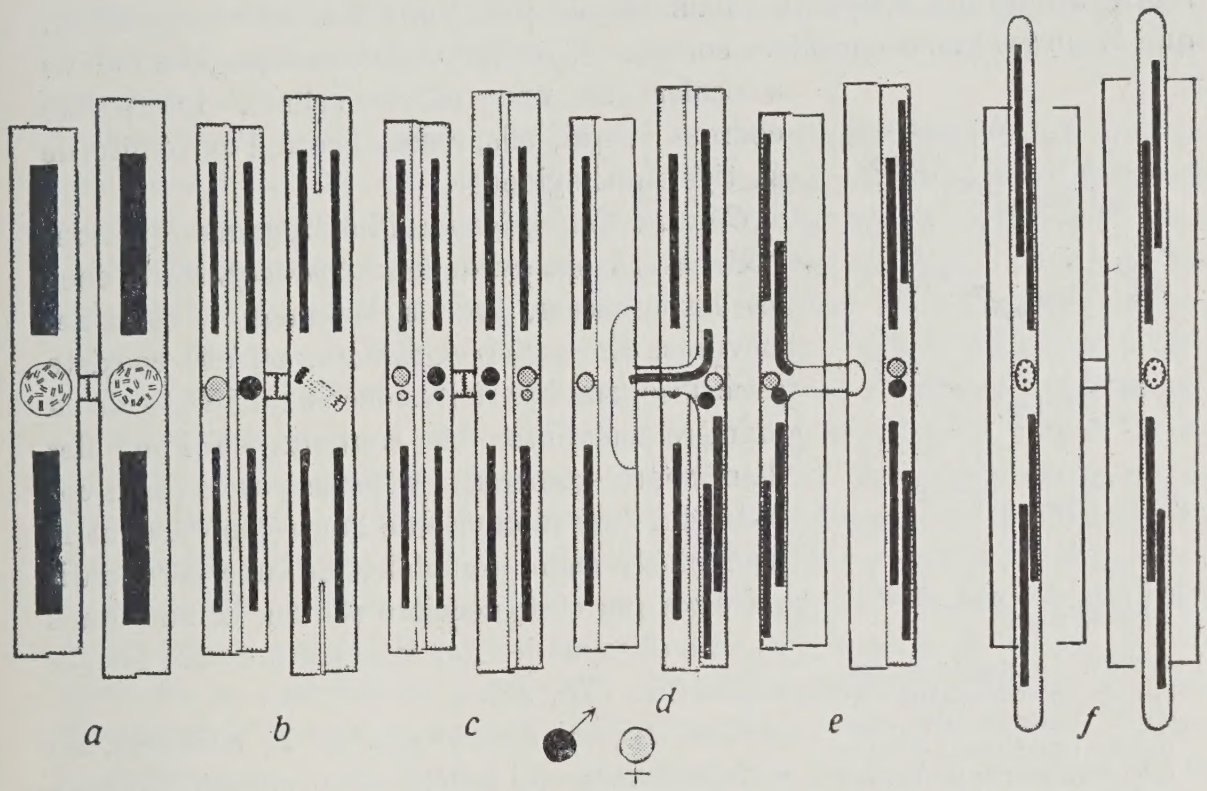


FIG. 333. — Conjugaison chez *Nitzchia subtilis*. — *a*. Début de la conjugaison : deux individus conjugués (unis par un tube copulateur) avec noyau en diacinèse (prophase hétérotypique). — *b*. Après la mitose hétérotypique : chacune des cellules en conjugaison subit un clivage longitudinal. — *c*. Après la mitose hométoypique survenue dans chacun des demi-protoplastes séparés au stade *b* : chacun d'eux renferme un noyau de dimensions normales et le noyau frère de celui-ci, plus petit, en voie de disparition. — *d* et *e*. Les cellules conjuguées échangent, par le tube copulateur, un de leurs demi-protoplastes (gamètes) ; les demi-protoplastes à noyau « gris » sont immobiles ; les demi-protoplastes à noyau « noir » passent successivement (*d*, puis *e*) en sens inverse, par le tube copulateur. — 7. Un œuf est formé dans chacun des individus conjugués (d'après GEITLER, 1928).

parti le premier élément migrateur, y pénètre et s'y fusionne avec le gamète restant. Dans chaque gamétange, l'un des gamètes demeure donc immobile, tandis que l'autre émigre, par le tube copulateur, dans l'autre gamétange ; (fig. 333) ; on considère le gamète migrateur comme mâle, le gamète fixe comme femelle ; chaque cellule-gamétange forme donc deux gamètes-frères de sexe opposé, est donc à la fois ♂ et ♀, c'est-à-dire neutre sexuellement : cette disposition est *absolument générale* chez toutes les Diatomées à gamétanges ; elle est plus manifeste encore quand, à l'hétérogamie fonctionnelle, se superpose une hétérogamie morphologique (cf. p. 753).

Chez les Diatomées monogamétiques, telles *Cocconeis placentula*, var. *pseudolineata*, présentant une hétérogamie morphologique plus ou moins marquée (cf. p. 736) le contenu du gamète le plus petit, considéré comme mâle, se déverse dans le gamète le plus volumineux, où se formera l'œuf.

Peut-être faut-il comprendre aussi, dans les cas d'hétérogamie purement fonctionnelle, le comportement sexuel des Diatomées telles que *Brebissonia Bœckii*, étudiée par Hauptfleisch. Dans cette espèce, les gamètes sont constitués par le protoplaste entier de cellules apparemment banales ; ces cellules vivent en colonies, chacune étant portée à l'extrémité d'une ramification d'un arbuscule mucilagineux ; or, l'une des cellules-gamètes, que Hauptfleisch considère comme ♂, se détache de son pédicelle et va s'accoler à une autre cellule, interprétée comme ♀, qui, elle, reste fixe à l'extrémité de sa tige mucilagineuse.

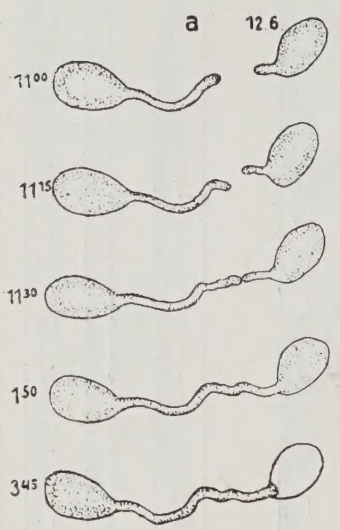


Fig. 334. — Stades successifs de la copulation de deux basidiospores - gamètes (sporidies) d'*Ustilago bromivora*; les heures indiquées auprès de chaque image permettent d'apprécier la durée du phénomène (d'après Bauch, 1925).

Chez les Champignons, l'hétérogamie fonctionnelle a été observée chez *Spermophthora*, chez les Exoascacées, les Ustilaginales et certaines Levures. Chez *Spermophthora*, où elle coexiste avec l'isogamie parfaite, elle se manifeste de la manière suivante : le contenu de l'une des deux spores-gamètes se déverse, par le canal copulateur, dans la cavité de l'autre spore, dont le protoplaste reste immobile. Le tube germinatif est émis par cette dernière et non, comme dans les cas d'isogamie, par le canal unissant les gamètes (fig. 378, *18*).

Chez *Taphrina epiphylla* et *T. Klebahni*, les cellules-levures qui fonctionnent comme gamètes sont également toutes de même forme et de même volume. Or, au moment de la fécondation, elles se disposent en couples dont les éléments se comporteront différemment l'un de l'autre. L'une des cellules-gamètes émet, vers son partenaire, une apophyse dont l'extrémité entre en contact avec un point quelconque de sa surface. La paroi se résorbe en ce point et, par le canal copulateur ainsi formé, le protoplaste du gamète ayant produit l'apophyse, considéré comme mâle, émigre tout entier dans l'autre gamète, défini comme femelle, avec le protoplaste duquel il se fusionne (fig. 381). Chez certaines Ustilaginales, telles qu'*Ustilago bromivora*, les caractères apparents de la fécondation sont très analogues ; mais l'hétérogamie fonctionnelle est cependant moins marquée que chez les *Taphrina*. Ici, en effet, les basidiospores-gamètes émettent toutes deux, l'une vers l'autre, un prolongement digitiforme ; par le conduit résultant de la mise en contact, par leur extrémité, de ces prolongements, puis de la résorption de la paroi au point de contact, le protoplaste d'une des cellules (♂) émigre dans l'autre (♀), avec le protoplaste de laquelle il se confond (fig. 334).

L'hétérogamie est à la fois, fonctionnelle et morphologique. — Entre

l'hétérogamie purement fonctionnelle et l'hétérogamie à la fois morphologique et fonctionnelle, il n'existe pas de limite tranchée mais, au contraire, des transitions multiples et ménagées. Chez de nombreuses espèces de *Spirogyra*, les cellules fonctionnant comme gamètes femelles se renflent très légèrement, de manière à devenir un peu plus volumineuses que les cellules ♂; chez d'autres espèces du même genre, ce renflement est plus accusé, sans jamais, cependant, que le volume de l'élément ♀ excède de beaucoup celui de l'élément ♂. Chez les Diatomées, on connaît de nombreux cas intermédiaires analogues. D'une manière générale, dans tous les groupes les plus inférieurs de Thallophytes, l'hétérogamie à la fois morphologique et physiologique apparaît graduellement et se présente comme réalisant un degré plus élevé dans l'évolution de la sexualité.

Il ne sera pas nécessaire de décrire, en détail, les fécondations hétérogamiques, au double point de vue morphologique et fonctionnel. L'aspect morphologique de cette question est, en effet, déjà connu. Son aspect physiologique ne présente, d'autre part, aucun élément nouveau : dans tous les cas d'hétérogamie morphologique et fonctionnelle avec gamètes immobiles, le protoplaste du gamète (ou du gamétange) le plus petit, c'est-à-dire de sexe mâle, émigre, par un canal copulateur, dans le gamète (ou le gamétange) femelle, avec le protoplaste duquel il se confond pour former l'œuf. La figure 326, montrant comment se produisent les phénomènes de la fécondation chez les Saprolégniacées et les Péronosporacées (gamétanges), dispensent, pour ces cas de gamétangie, de toute description détaillée : on sait seulement, en effet, que par le canal copulateur, ramifié (Saprolégniacées) ou simple (Péronosporacées), une partie plus ou moins importante du protoplaste du gamétange ♂ passe dans le gamétange ♀ ; chez *Pyronema*, *Venturia* et beaucoup d'autres Ascomycètes la présence, entre le gamétange ♀ et l'orifice du gamétange ♂, d'un article tubuleux, le trichogyne, que doit traverser le protoplaste mâle avant d'atteindre l'organe ♀, ne constitue qu'une complication accessoire.

Chez les Levures (genres *Zygosaccharomyces*, *Debaryomyces*, *Nadsonia*, etc.,) les espèces hétérogames sont nombreuses. Après passage du protoplaste ♂ dans la cellule-gamète femelle, la cellule-gamète mâle, vide, reste attachée à l'œuf par le canal copulateur (fig. 335).

Chez les Diatomées hétérogames, on observe toujours la fusion intégrale des deux protoplastes de volume et de sexe différents. Chez les espèces digamétiques (type *Cymbella lanceolata*), l'hétérogamie morphologique rend très sensible la différence de sexe des deux gamètes formés dans chaque cellule-mère ; c'est le gamète de petite taille qui joue, dans ce cas, le rôle de gamète migrateur, le gamète de grande taille, celui de gamète fixe ; comme dans les cas précédemment étudiés, le gamète fixe, dans chacun des deux gamétanges associés, est fécondé par le gamète migrateur provenant de l'autre gamétange.

Ce cas des Diatomées digamétiques (isogames ou hétérogames) est particulièrement remarquable, parce qu'il appelle la comparaison avec celui des *Infusoires ciliés*. On sait que, chez les Infusoires ciliés (*Paramaecium*,

Vorticella), chaque individu unicellulaire possède deux noyaux : un *macronucleus* et un *micronucleus*. Peu avant la fécondation, les individus destinés à prendre part au processus sexuel s'accouplent et, dans chacun d'eux, de remarquables modifications cytologiques se produisent : le macronucleus disparaît ; quant au micronucleus il subit, dans ces mêmes individus, deux divisions successives, conduisant à la formation de quatre noyaux (fig. 336, *2* à *5*) ; or, CALKINS et CULL ont établi que la première de ces deux divisions (déjà comparées par MAUPAS et par R. HERTWIG aux cinèses de maturation) présente des caractères très particuliers, pouvant être interprétés comme des signes de méiose, notamment une disposition des très nombreux chromosomes en bivalents, à la fin de la prophase. Les

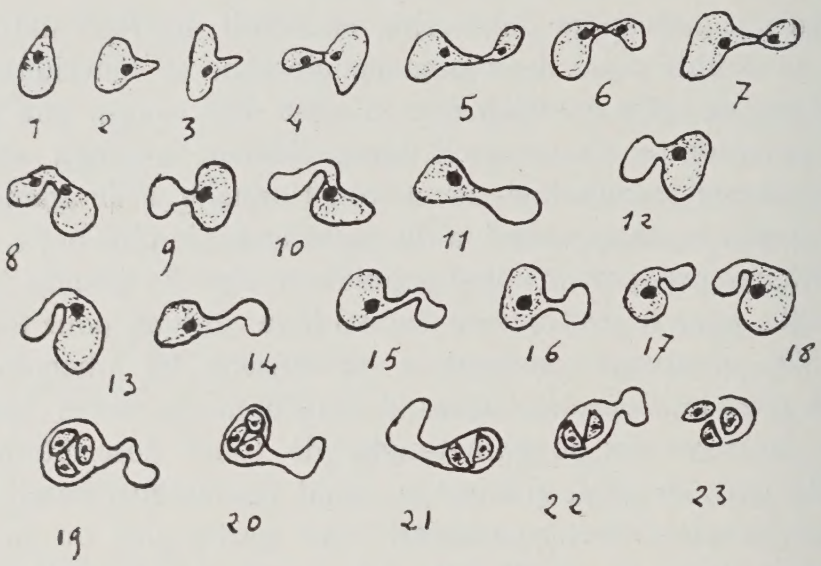


FIG. 335. — Stades successifs de la copulation hétérogamique dans *Zygosaccharomyces Chevalieri*. — 1 à 3. Gamètes formant de petits becs en vue de s'unir à d'autres gamètes. — 4 à 7. Les deux gamètes sont anastomosés. — 8. La cloison séparatrice des deux gamètes, au milieu du canal de copulation, s'est résorbée, et les deux noyaux se rapprochent. — 9 à 18. Le contenu du gamète mâle s'est introduit dans le gamète femelle et la fusion nucléaire est opérée. — 19 à 22. Asques définitivement formés. — 23, Déhiscence de l'asque (d'après GUILLIERMOND, 1912).

quatre noyaux résultant de ces deux divisions sont donc très vraisemblablement des noyaux haploïdes, constituant une tétrade. Trois dégénèrent rapidement : ce sont les « corpuscules de rebut », observés par MAUPAS (fig. 336, *6*). Le quatrième se divise et donne ainsi naissance (fig. 336, *6*, *7*) à deux noyaux fils (parfois *de dimension inégale*). C'est à ce moment que se produit la fécondation. Dans chacun des individus accouplés, un noyau demeure en place ; l'autre noyau, au contraire, quitte l'individu dans lequel il s'est formé, pour émigrer dans l'autre individu ; chacun des noyaux échangés se fusionne alors avec le noyau demeuré sur place (fig. 337, *7*, *8*). Aussi ces *noyaux fixes* sont-ils considérés comme femelles, les *noyaux migrateurs* étant interprétés comme mâles.

Ces processus sont tout à fait comparables à ceux dont les Diatomées digamétiques sont le siège au moment de la fécondation. Dans les deux cas,

la formation des gamètes est immédiatement précédée par les divisions réductrices. Dans les deux cas, les individus qui copulent, neutres sexuellement au moment où ils s'accouplent (cf. p. 751), forment chacun, à la suite des divisions réductrices, deux gamètes de sexe opposé, physiologiquement différents. Dans les deux cas, enfin, la fécondation con-

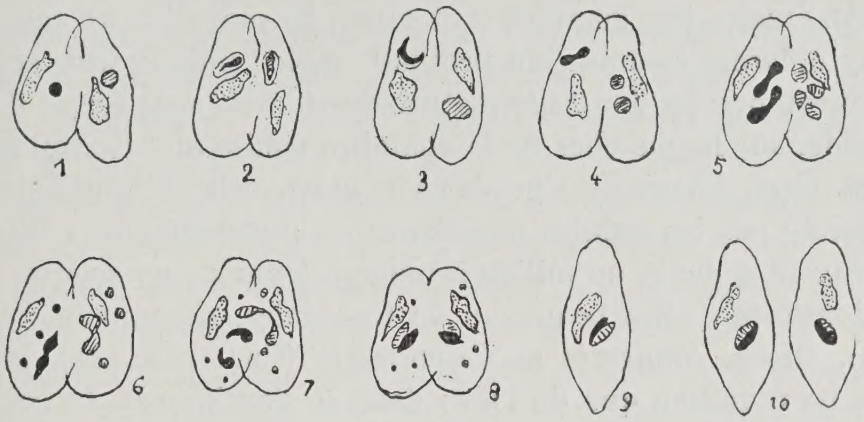


FIG. 336. — Conjugaison chez *Paramaecium*. — 1. Début de la conjugaison. — 2 à 6. Divisions méiotiques dans chacune des cellules conjuguées. — 6, troisième division (division post-méiotique). — 7. fécondation : échange des noyaux. — 8, 9, 10. Divers stades de la fusion des noyaux et de la séparation des individus fécondés. Comparer avec la fig. 333 et remarquer l'identité des processus (d'après MORGAN, 1913 ; légèrement modifié).

siste en un *échange* des gamètes mâles, les gamètes femelles demeurant fixes. La seule différence, évidemment secondaire, est que, chez les Diatomées, les gamètes sont constitués par des masses de protoplasme uninucléées, tandis que, chez les Infusoires, ils sont constitués par des noyaux.

La siphonogamie des Phanérogames.

Les phénomènes externes de la fécondation sont essentiellement caractérisés, chez les Phanérogames, par ce fait que les gamètes ♂ sont conduits jusqu'aux gamètes ♀ par une dépendance spéciale du prothalle ♂ : le *tube pollinique*. Les gamètes ♂ ne sont donc jamais mis en liberté à l'extérieur, et, à ce point de vue, la siphonogamie des Phanérogames, rappelle le mode de fécondation réalisé chez les Saprolégniacées et les Péronosporacées. Dans tous les cas, d'ailleurs, il s'agit, on le sait, d'une adaptation à la vie aérienne.

Chez les Phanérogames les plus primitives, c'est-à-dire chez les Cycadales et chez *Ginkgo biloba*, la siphonogamie n'est pas encore réalisée. Le grain de pollen ou microspore (cf. p. 844) germe dans une cavité spéciale de l'ovule, la *chambre pollinique*, ménagée au pôle supérieur du nucelle et dont le plancher est constitué par des cellules du prothalle femelle, entre lesquelles s'ouvrent les cols des archégones. En germant, la microspore émet un tube, bientôt très ramifié, dont les branches pénètrent dans la paroi de la

chambre pollinique, c'est-à-dire dans le parenchyme du nucelle ; ce tube ramifié joue le rôle de suçoir et assure la nutrition du prothalle ♂. Les éléments générateurs formés par ce dernier restent dans la partie libre, renflée, correspondant au grain de pollen proprement dit ; c'est dans cette partie que se forment, chez les Cycadales et *Ginkgo*, les spermatozoïdes (généralement au nombre de 2 par prothalle) qui ont été décrits plus haut (cf. p. 715 et fig. 324). Quand ces gamètes sont mûrs, ils sont d'abord mis en liberté dans le cytoplasme commun du prothalle mâle ; puis le tube éclate et son contenu, y compris les deux spermatozoïdes, tombe, sous forme d'une petite goutte fluide, sur le plancher de la chambre pollinique. Il semble que, chez *Ginkgo* et chez certaines Cycadales (*Cycas*), celle-ci contienne déjà du liquide sécrété par les cellules nucellaires ou prothalliennes ; les spermatozoïdes trouvent donc là un milieu propice à leurs mouvements. Mais il est hors de doute que, chez beaucoup de Cycadales, notamment chez *Zamia* (Webber), *Dioon*, *Stangeria* et *Ceratozamia* (Chamberlain), la chambre pollinique ne renferme que de l'air ; dans ce dernier cas, la goutte fluide provenant du prothalle ♂ et dans laquelle se trouvent les spermatozoïdes représente, à elle seule, tout le liquide mis à la disposition de ces derniers ; d'après Chamberlain, qui a étudié ces phénomènes de très près, chez *Dioon*, les spermatozoïdes nagent activement dans cette gouttelette qui, ne mouillant pas le plancher de la chambre pollinique, ne peut se répartir en couche mince, reste globuleuse et suffisamment grosse pour les contenir tous deux. Quand la chambre est remplie de liquide, les spermatozoïdes, par leurs seuls mouvements, gagnent l'emplacement des archégones ; quand la chambre ne renferme que de l'air, il arrive toujours que la goutte contenant les spermatozoïdes passe au niveau du col d'une archégone ; mais, dans aucun cas, les spermatozoïdes ne paraissent être orientés vers les gamètes ♀, comme le sont ceux des Bryophytes et des Ptéridophytes, par chimiotactisme : d'après les expériences de Miyake, les spermatozoïdes de *Cycas* sont, en effet, insensibles à toutes les substances (acide malique, p. ex.) actives sur les gamètes ♂ des Archégoniates inférieures, également insensibles aux extraits d'oosphères écrasées. — Quoi qu'il en soit, quand un spermatozoïde de Cycadale est parvenu au niveau du col surmontant une oosphère, *il y pénètre aussitôt*. Le mécanisme de cette pénétration est assez mal connu ; le col archégonial des Cycadales et de *Ginkgo* n'est pas un tube largement ouvert, comme chez les Mousses et les Fougères ; c'est un massif de quelques cellules ne laissant entre elles aucun interstice ; pour qu'un spermatozoïde puisse le traverser, il faut donc qu'il *force* le passage : d'où la nécessité d'admettre que les spermatozoïdes des Cycadales, éléments nus et déformables, sont doués, au moment de la fécondation, de mouvements très énergiques. On peut donc s'expliquer qu'un spermatozoïde, ayant écarté les cellules du col, parvienne, grâce à sa souplesse et aux mouvements amœboïdes dont il est capable, à s'introduire dans l'ouverture ainsi ménagée. Le spermatozoïde arrive alors au contact de l'oosphère, avec laquelle il se fusionne. Chaque chambre pollinique recevant plusieurs grains de pollen et chacun libérant deux sperma-

tozoïdes, ceux-ci peuvent être assez nombreux sur le plancher où affleurent les cols des archégones ; plusieurs spermatozoïdes peuvent donc se présenter successivement au niveau d'un même col : or, il est remarquable de constater que, sauf chez *Ginkgo* et *Cycas* (cf. p. 780), *ils peuvent y pénétrer tous*, et d'autant plus facilement que la voie leur a été ouverte par le passage d'un premier gamète mâle ; trois ou quatre spermatozoïdes peuvent ainsi entrer dans un même archégone et se fusionner ensuite avec l'oosphère. Le mécanisme si précis qui, très souvent, interdit l'entrée du gamète ♀ à plus d'un spermatozoïde n'existe pas chez la plupart des Cycadales.

Chez les Cycadales et chez le *Ginkgo*, possesseurs de spermatozoïdes mobiles, la siphonogamie n'est pas encore réalisée. Mais elle est en voie de l'être. La petite goutte fluide dans laquelle doivent se mouvoir les spermatozoïdes de *Zamia*, *Ceratozomia*, *Stangeria* et *Dioon*, est un milieu peu favorable aux évolutions de gamètes mobiles ; et, de fait, ceux-ci sont déjà moins hautement spécialisés dans le sens de la motilité que ceux des Archégoniates inférieures. On comprend donc que, chez les Gymnospermes moins primitives que les Cycadales, la fécondation en milieu liquide, hors des tissus vivants, devenue impossible, soit remplacée par une siphonogamie intégrale.

Chez les Conifères, en effet, la chambre pollinique n'existe plus. Le prothalle femelle est enveloppé tout entier par le parenchyme nucellaire. Les grains de pollen, entrés dans l'ovule par le micropyle, germent au pôle supérieur du nucelle et émettent un tube qui pénètre dans ce tissu, se dirigeant, suivant un itinéraire plus ou moins tortueux, vers le prothalle femelle profondément situé ; chez beaucoup de Conifères (*Pinus*, p. ex.), ce tube présente quelques très courtes ramifications, vestiges de celles si développées dans le tube-suçoir des Cycadales. De cette pénétration du tube pollinique dans le nucelle, il est impossible de donner une description générale, car elle affecte, suivant les genres, les aspects les plus variés. Elle est souvent (dans tous les genres à maturation bisannuelle) très lente : chez les Pins, par exemple, elle commence dès la pollinisation, c'est-à-dire en avril-mai (*Pinus Laricio*), s'arrête quand surviennent les premiers froids, pour recommencer au printemps suivant ; l'extrémité du tube arrive alors au contact du prothalle femelle vers le mois de juin, c'est-à-dire plus d'un an après la germination du grain de pollen. C'est peu auparavant que la cellule génératrice mâle quitte ce dernier, dans lequel elle était demeurée jusqu'alors, pour s'engager dans le tube et en gagner rapidement l'extrémité. A ce moment, celle-ci s'aplatit contre le prothalle ♀, et la cellule spermatogène se divise, donnant ainsi naissance aux deux gamètes ♂. Quand les archégones sont isolés (Abiétinées, Taxacées), une apophyse, formée par l'aplatissement terminal du tube pollinique, s'insinue entre les cellules du col, les dissocie et parvient ainsi au contact de l'oosphère, dans laquelle elle pénètre, s'ouvre et déverse tout son contenu, y compris les deux gamètes mâles. Quand les archégones sont groupés côte à côte (complexe archégonial des Taxodinées et des Cupressinées), le tube pollinique éclate et son contenu se répand sur la surface formée par la partie supérieure des éléments femelles ; les gamètes mâles pénètrent alors isolément dans les oosphères, processus

rappelant celui que l'on observe chez la plupart des Cycadales (type *Zamia*).

Chez les Gnétales, les phénomènes externes de la fécondation diffèrent dans chacun des trois genres qui constituent l'Ordre. Chez *Ephedra*, la fécondation se produit essentiellement comme chez les Abiétinées et les Taxacées : le tube pollinique, ayant rapidement traversé le nucelle, parvient au niveau du col d'un archégone, en dissocie les cellules, s'insinue dans l'espace ainsi ouvert et met ainsi son extrémité au contact de l'oosphère.

Chez *Gnetum*, les tubes polliniques formés par plusieurs grains de pollen pénètrent, par leur extrémité, jusque dans l'intimité du prothalle femelle et chacun entre en contact avec un des noyaux qui représentent, ici, les gamètes ♀. Chez *Welwitschia*, enfin, les grains de pollen germent, sur le nucelle, en formant chacun un tube pollinique, qui pénètre dans l'ovule en direction du prothalle ♀ ; mais, en outre, disposition tout à fait spéciale à cette plante singulière à tant d'égards, les gamètes femelles plurinucléés (cf. p. 709) *forment chacun un tube*, qui pénètre dans le nucelle, allant ainsi à la rencontre d'un des tubes polliniques qui cheminent en sens inverse.

LES PHÉNOMÈNES INTIMES DE LA FÉCONDATION

Tout le paragraphe précédent a montré que la fécondation consiste dans la fusion de deux gamètes de sexe opposé. Quels sont les phénomènes intimes accompagnant cette fusion ? D'une manière générale, il faut distinguer alors deux phénomènes essentiels : *la fusion des noyaux* ; *la fusion des éléments du protoplasma autres que les noyaux.*

La fusion des noyaux, ou *caryogamie*, découverte par Oscar Hertwig, dans des objets animaux, en 1875, s'accomplit en deux étapes ; dans une première étape les noyaux des deux gamètes se rapprochent, dans l'œuf, de manière à former un couple ; puis les éléments de ce couple se fusionnent en un noyau unique. La fusion des noyaux est un phénomène absolument constant et caractéristique de toute fécondation ; on l'observe partout, dans le Règne végétal et dans le Règne animal, et, partout, il se déroule avec la même netteté.

La fusion des cytoplasmes, avec tous les éléments que ceux-ci tiennent en suspension ou *plasmogamie*, au contraire, n'a pas lieu partout avec la même netteté. Chez les Végétaux inférieurs, les deux gamètes, qui sont peu différenciés, contiennent, au moment où ils se fusionnent, une très notable quantité de cytoplasme chargé d'éléments divers (chondriome avec, chez les Algues, des chloroplastes ; vacuoles, etc...) ; mais, s'il est certain que les cytoplasmes se fusionnent, il paraît non moins certain, dans les cas connus avec le plus de précision (Conjuguées), qu'une partie au moins du chondriome apporté par la cellule mâle (le ou les chloroplastes) dégénère au sein de l'œuf, c'est-à-dire ne sera pas transmis au nouvel individu. Chez les Végétaux plus élevés en organisation, la quantité de cytoplasme et

d'inclusions contenus dans le gamète mâle diminue graduellement, pour atteindre un minimum chez les Bryophytes et Ptéridophytes ; il est alors impossible de mettre en évidence, au moment de la fécondation, une fusion des cytoplasmes. Enfin, le cytoplasme du gamète ou du prothalle ♂ participe certainement à la fécondation, chez les Gymnospermes et chez quelques Angiospermes ; mais, chez beaucoup d'autres Végétaux supérieurs, il paraît dégénérer tandis que se déroulent les processus de la caryogamie ; et, chez la plupart des Angiospermes, un mécanisme existe qui semble-t-il, est difficilement compatible avec la participation du cytoplasme mâle à la fécondation.

La constance et l'uniformité des phénomènes de fusion nucléaire, d'une part, la diversité et l'inconstance apparente des phénomènes de fusion cytoplasmique, d'autre part, ont incité la plupart des biologistes à n'attribuer d'importance essentielle, dans la fécondation, qu'aux premiers. Cette manière de voir est sans doute excessive ; il n'est pas absolument prouvé qu'une fécondation existe sans plasmogamie ; il est certain, au contraire, que, dans beaucoup de cas, cette plasmogamie est effective. De nouvelles recherches sont indispensables avant que puisse être précisé et apprécié le rôle que jouent, dans la fécondation, le cytoplasme, le chondriome et les autres inclusions protoplasmiques.

La physionomie des phénomènes intimes de la fécondation varie suivant les groupes, variabilité dépendant de certaines circonstances, surtout de la rapidité avec laquelle se déroulent les diverses phases de la caryogamie, et du rôle apparent plus ou moins important joué par le cytoplasme. Pour donner une idée des connaissances actuelles sur les phénomènes intimes de la fécondation, il est donc indispensable de les décrire dans chaque grand groupe en particulier. On envisagera ainsi successivement les Champignons, les Algues, les Bryophytes, les Ptéridophytes, les Gymnospermes et les Angiospermes.

Les phénomènes intimes de la fécondation chez les Champignons

Les images cytologiques de la fécondation sont, chez les Champignons, de très petite taille et ne permettent que d'acquérir une idée d'ensemble de ces phénomènes. On les décrira d'abord chez les Champignons à éléments sexuels multinucléés (cénogamètes), puis chez ceux à éléments sexuels uninucléés (gamètes).

La fécondation chez les Champignons à cénogamètes.

Chez les Champignons à cénogamètes, c'est-à-dire chez les Siphomycètes (Saprolégniacées, Péronosporacées et Mucorinées), les phénomènes intimes de la fécondation n'ont été l'objet que d'études sommaires.

Chez les Siphomycètes hétérogames (Saprolégniacées, Péronosporacées), une partie plus ou moins importante du contenu du gamétange ♂ est déversée, par le tube copulateur, dans l'élément ♀ (oosphère des Saprolégniacées ;

ooplasma uni- ou multinucléé des Péronosporacées) ; sur la quantité et la destinée du cytoplasme ♂ ainsi introduit dans le cytoplasme ♀, on ne sait rien de précis ; mais le comportement des noyaux est mieux connu.

Chez les Saprolégniacées, chaque oosphère uninucléée reçoit un seul noyau mâle (Trow, 1895, 1899, 1904 ; Claussen, 1908, Mücke, 1908 ; Kasanowsky, 1911) ; puis il semble que le rapprochement et la fusion des noyaux se succèdent sans délai.

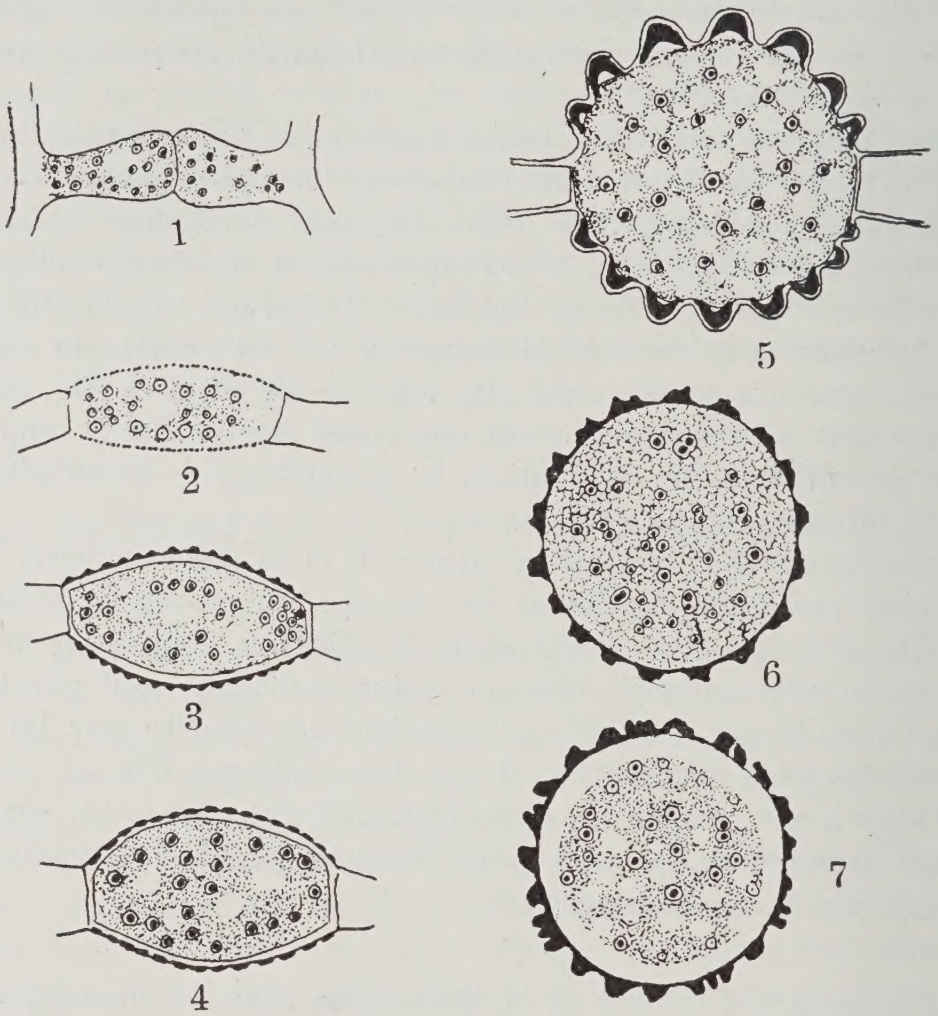


Fig. 337. — Phénomènes intimes de la fécondation chez *Mucor fragilis*. 1 et 2, divers stades de la fusion des gamétanges. 3 à 7, formation de la zygospore et comportement des noyaux pendant cette période : en 6, on distingue des images de caryogamie (d'après P. A. Dangeard, 1903).

Chez les Péronosporacées, plusieurs cas doivent être distingués. Chez les *Albugo* (*Cystopus*), plusieurs noyaux mâles peuvent pénétrer simultanément dans l'ooplasma ; chez *Albugo* (*Cystopus*) *Bliti*, et *A. Portulacæ*, espèces dont l'oogone contient de nombreux noyaux (cf. p. 727), un noyau mâle se rapproche de chaque noyau femelle (Stevens, 1899, 1901), de manière à constituer autant de couples, puis de noyaux de fusion ; chez *Albugo Tragopogonis* et *A. candida*, espèces dont l'oogone est uninucléé, un seul couple est formé et les autres noyaux mâles disparaissent (Stevens, 1901 ; Davis, 1900). Chez *Phytophthora*, *Peronospora*, *Pythium*, un seul noyau mâle pénètre dans l'ooplasme et vient s'unir au noyau femelle

(Wager, 1900 ; Edson, 1915 ; Murphy, 1918 ; etc...) ; on notera que, selon Berlese (1898), les noyaux sexuels de *Peronospora Alsinearum* et *P. effusa*, d'abord rapprochés, *entreraient en prophase* avant de se fusionner ; l'accomplissement de la caryogamie serait donc ici retardé, cas particulier d'un phénomène qui, ailleurs, prend une extrême intensité.

Chez les Siphomycètes isogames (Mucorinées), l'œuf renferme, après la résorption de la membrane séparant les gamétanges ♂ et ♀, un très grand nombre de noyaux. Il semble que quelques-uns de ces noyaux dégénèrent ; les autres se disposent par couples (deux couples seulement chez *Zygorhincus Dangeardi*, Moreau, 1913), chaque couple étant très vraisemblablement formé par des noyaux provenant d'un gamétange différent (P.-A. Dangeard, 1906 ; Moreau, 1913 ; Keene, 1914) ; puis, rapidement, les constituants de chaque couple se fusionnent (fig. 337) ; toutefois, chez *Phycomyces Blakesleeanus* (Baird, 1913) et chez *Phycomyces nitens* (Burgeff, 1915), l'achèvement de la caryogamie *est considérablement retardé* : au moment de la germination de l'œuf, c'est-à-dire, chez *Phycomyces nitens*, plus de cinq mois après la copulation, les noyaux sexuels sont, en effet, encore disposés par paires. La fusion des cytoplasmas n'a pas donné lieu à des observations spéciales.

La fécondation chez les Champignons à gamètes.

Chez les Champignons à gamètes, c'est-à-dire d'une manière générale, chez les Ascomycètes et les Basidiomycètes, les phénomènes intimes de la fécondation ont été l'objet d'études précises et nombreuses. Ces phénomènes répondent à deux types.

A. — Chez le *Spermophthora* et chez les Protoascinées (Endomycétacées et Saccharomycétacées), la fécondation, bien étudiée par Guilliermond, comporte une fusion très rapide et intégrale des protoplastes des deux gamètes. Sur la fusion des cytoplasmes et des inclusions qu'ils renferment, aucune précision n'a pu être donnée. La fusion des noyaux, par contre, offre des images extrêmement nettes : les deux noyaux sexuels se rapprochent, puis se fusionnent aussitôt. Chez *Spermophthora* (fig. 378), les noyaux se présentent, dans les gamètes fixés et colorés, comme des corpuscules de teinte uniforme et très intense ; il n'est donc possible de donner aucun détail sur la caryogamie. Chez les Protoascinées, au contraire, les noyaux offrent souvent, dans les cellules fixées et colorées, une structure hétérogène : dans un caryoplasme incolore est suspendu un volumineux nucléole très chromophile ; il est

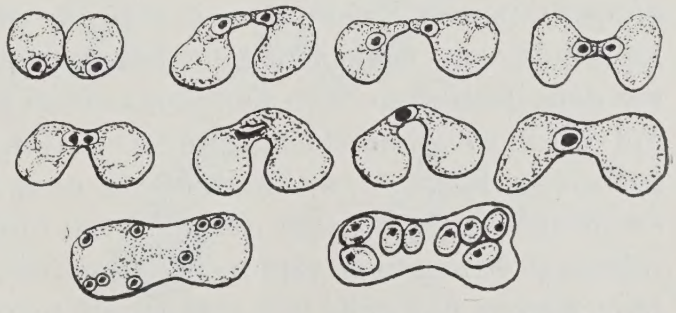


Fig. 338. — Stades successifs de la fécondation chez *Schizosaccharomyces octosporus* (d'après Guilliermond, 1902).

possible de reconnaître alors, que la caryogamie s'effectue en deux temps : les caryoplasmes se fusionnent d'abord (noyaux en forme d'haltère, pourvus de deux nucléoles) ; puis les nucléoles se fusionnent à leur tour en un seul globule colorable (fig. 338). Un caractère essentiel de la fécondation, chez ces Champignons, est que la fusion des noyaux *suit immédiatement*, au sein même de l'œuf, leur rapprochement.

B. — Chez les Ascomycètes supérieurs et chez les Basidiomycètes, il en est tout autrement. On peut prendre comme exemple le cas des Urédinales, Champignons chez lesquels les phénomènes intimes de la fécondation sont maintenant bien connus, grâce aux travaux d'un très grand nombre d'auteurs. Blackman, le premier, en 1904, a montré que, dans l'œuf résultant de la fusion des deux gamètes, les noyaux *se rapprochent, mais ne se fusionnent pas* (fig. 339, *1*) ; dans l'œuf se produit exclusivement un appariement, et non une fusion, des noyaux ; ce résultat a été vérifié, après Blackman, par tous les mycologues qui ont étudié le cycle vital des Urédinales. L'œuf binucléé est directement (*Hemi-* et *Micro-Urédinales*) ou par l'intermédiaire de spores spéciales, binucléées comme lui, les *écidiospores* (autres Urédinales), le point de départ d'un mycélium dont toutes les cellules sont également binucléées, mycélium dont les caractères avaient été déjà décrits, en 1895, par Poirault et Raciborski, et, en 1896, par Sappin-Trouffy : dans chacune de ces cellules, les deux noyaux sont situés côte à côte (fig. 339, *2*, *3*, *4*) ; au moment de la division cellulaire, ils se divisent simultanément, par *mitose conjuguée*, en formant deux figures mitotiques parallèles et étroitement rapprochées (fig. 339, *3*) ; ils constituent, dans une certaine mesure, une unité très nette, unité pour laquelle Maire a créé le nom de *dicaryon*. Le mycélium à dicaryons présente un développement toujours très notable, mais qui varie suivant les espèces ; chez de nombreuses Urédinales, il se multiplie largement grâce à des cellules de dissémination spéciales, dont chacune est pourvue d'un dicaryon, les *urédospores*. Puis, quand ce *dicaryophyte* est parvenu à son complet développement, il produit, chez la plupart des Urédinales, un nouveau type de spores : les *téleutospores* (τελευτος = terminal ; spores qui terminent le dicaryophyte) ; or, c'est dans ces téleutospores que se produit la caryogamie, achèvement de la fécondation (fig. 340) : les deux noyaux

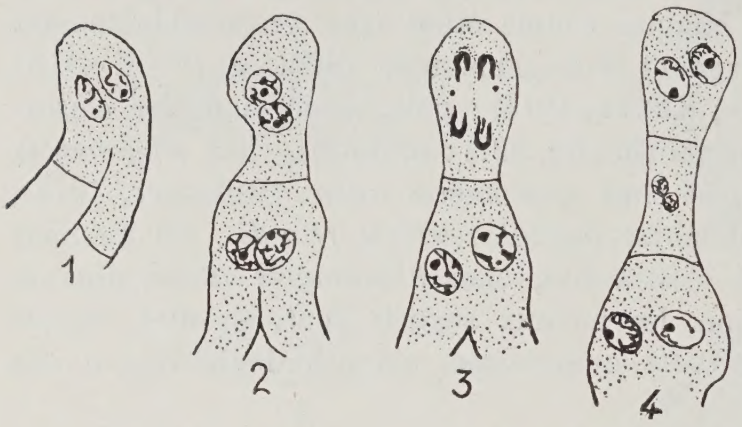


Fig. 339. — Fécondation et premiers stades du développement de l'œuf chez *Phragmidium Potentillae Canadensis*. — 1, fusion des gamètes et plasmogamie. — 2, après la première division de l'œuf. — 3, troisième division consécutive à la fécondation : noter le parallélisme des figures mitotiques. — 4, file de cellules avec dicaryon résultant de la mitose précédente : début du dicaryophyte (d'après Christman, 1907).

constituant le dicaryon s'y fusionnent en un seul noyau (P. A. Dangeard et Sappin-Trouffy, 1893 ; Sappin-Trouffy 1893), processus donnant lieu à des images très analogues à celles décrites à propos des Protoascinées.

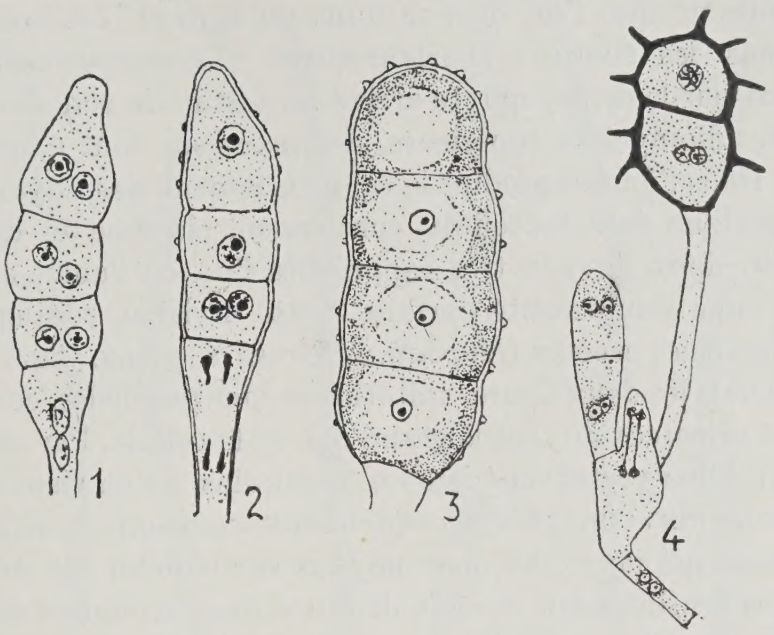


Fig. 340. — Fin du dicaryophyte dans les téleutospores des Urédinales. — 1, 2, 3, formation de la téleutospore chez *Phragmidium violaceum*. 1, téleutospore ébauchée avec trois compartiments binucléés. 2, formation du quatrième compartiment (deux figures mitotiques parallèles) et caryogamie achevée dans les deux compartiments supérieurs. 3, téleutospore mûre avec compartiments uninucléés (d'après Blackman, 1904). — 4, téleutospore de *Puccinia Podophylli*, avec deux compartiments, dont l'un est binucléé et l'autre uninucléé après caryogamie (noter une mitose conjuguée dans une cellule mycélienne sous-jacente) [d'après Christman, 1907].

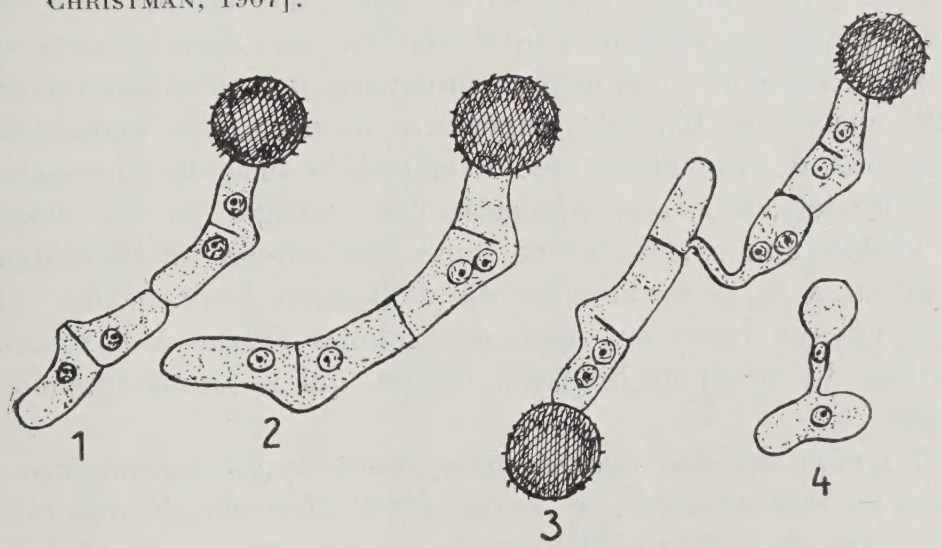


Fig. 341. — Copulation entre les cellules de la baside chez *Ustilago nuda* ; 1, début du phénomène ; en 2 et en 3, appariement des noyaux ; en 4, fusion de deux basidiospores. — Noter que la baside, toujours quadricellulaire, se présente comme le tube germinatif issu de la spore « charbonneuse » (cf. p. 831) [d'après Rawitscher, 1912].

Chez certaines Ustilaginales, l'œuf résultant de la fusion de deux basidiospores (fig. 334) ou de deux cellules de la baside (fig. 341) est également le siège d'un appariement des noyaux, mais non d'une caryogamie. De cet

œuf à deux noyaux étroitement rapprochés, naît un mycélium formé de cellules possédant également deux noyaux ; ceux-ci se divisent simultanément par un processus assez spécial, très répandu, toutefois, chez les Basidiomycètes supérieurs et que l'on décrira dans un instant. La fusion nucléaire intervient dans les spores « charbonneuses », homologues des téleutospores, formées par le dicaryophyte arrivé au terme de son développement.

Chez les Basidiomycètes supérieurs, des processus tout à fait analogues sont la règle. Dans l'œuf se produit le rapprochement des noyaux. De l'œuf, dérive un mycélium dont les cellules contiennent chacune un dicaryon typique, c'est-à-dire deux noyaux très rapprochés l'un de l'autre et se divisant toujours avec une simultanéité parfaite. Cette division conjuguée ne présente, dans certaines espèces (*Hypochnus terrestris*, p. ex. fig. 404), aucun caractère spécial: les deux figures mitotiques sont parallèles, comme chez les Urédinales, et orientées suivant le grand axe de la cellule. Par contre, chez la plupart des Basidiomycètes supérieurs, et aussi, ainsi qu'on vient de l'indiquer, des Ustilaginales (Seyfert, 1927), ces deux mitoses comportent des processus accessoires assez spéciaux : les deux noyaux sur le point de se diviser sont toujours situés sensiblement à égale distance des extrémités de la cellule ; à leur niveau (fig. 342, *1*), se forme un diverticule dans lequel pénètre l'un des deux noyaux (fig. 342, *2*); la caryocinèse se produit alors, les fuseaux mitotiques étant orientés, l'un suivant le grand axe de la cellule, l'autre suivant celui du diverticule (fig. 342, *3*, *4*) ; des quatre noyaux-fils, deux sont situés côte à côte dans la cellule, au voisinage du point d'attache du diverticule ; les deux autres, inférieurs, sont au même niveau, mais séparés, l'un se trouvant dans la cellule, l'autre dans le diverticule ; une cloison transversale se forme alors au niveau du point d'insertion du diverticule, isolant ce dernier avec le noyau qu'il contient; une autre cloison apparaît dans la cellule entre les deux noyaux supérieurs et le noyau inférieur, séparant ainsi une cellule binucléée supérieure et une cellule uninucléée inférieure (fig. 342, *5*, *6*) ; mais alors le diverticule se fusionne avec celle-ci, qui se trouve dès lors, elle aussi, binucléée. Les vestiges de ces diverticules restant visibles aux extrémités de toutes les cellules du mycélium binucléé, permettent de le reconnaître dès le premier examen (fig. 342). La fusion des noyaux intervient dans des cellules situées à l'extrémité des ramifications du mycélium binucléé, cellules qui se transforment aussitôt en basides.

Dans le groupe des Ascomycètes, deux grands types doivent être distingués. Chez les Protoascinées, ou Ascomycètes inférieurs, décrits plus haut, de même que chez *Spermophthora*, le rapprochement et la fusion des noyaux se succèdent immédiatement (fig. 335, 338, 377 et 378). Les Ascomycètes supérieurs, au contraire, se comportent, à ce point de vue, comme les Basidiomycètes.

Chez tous les Ascomycètes supérieurs, en effet, on observe, à un certain stade du cycle vital, le développement, à partir du mycélium banal formé d'articles, de filaments mycéliens dont toutes les cellules contiennent deux noyaux associés en dicaryon, comme chez les Basidiomycètes : ils dérivent

d'un œuf provenant du fonctionnement des organes sexuels décrits précédemment. œuf dans lequel les noyaux se sont rapprochés, mais non fusionnés.

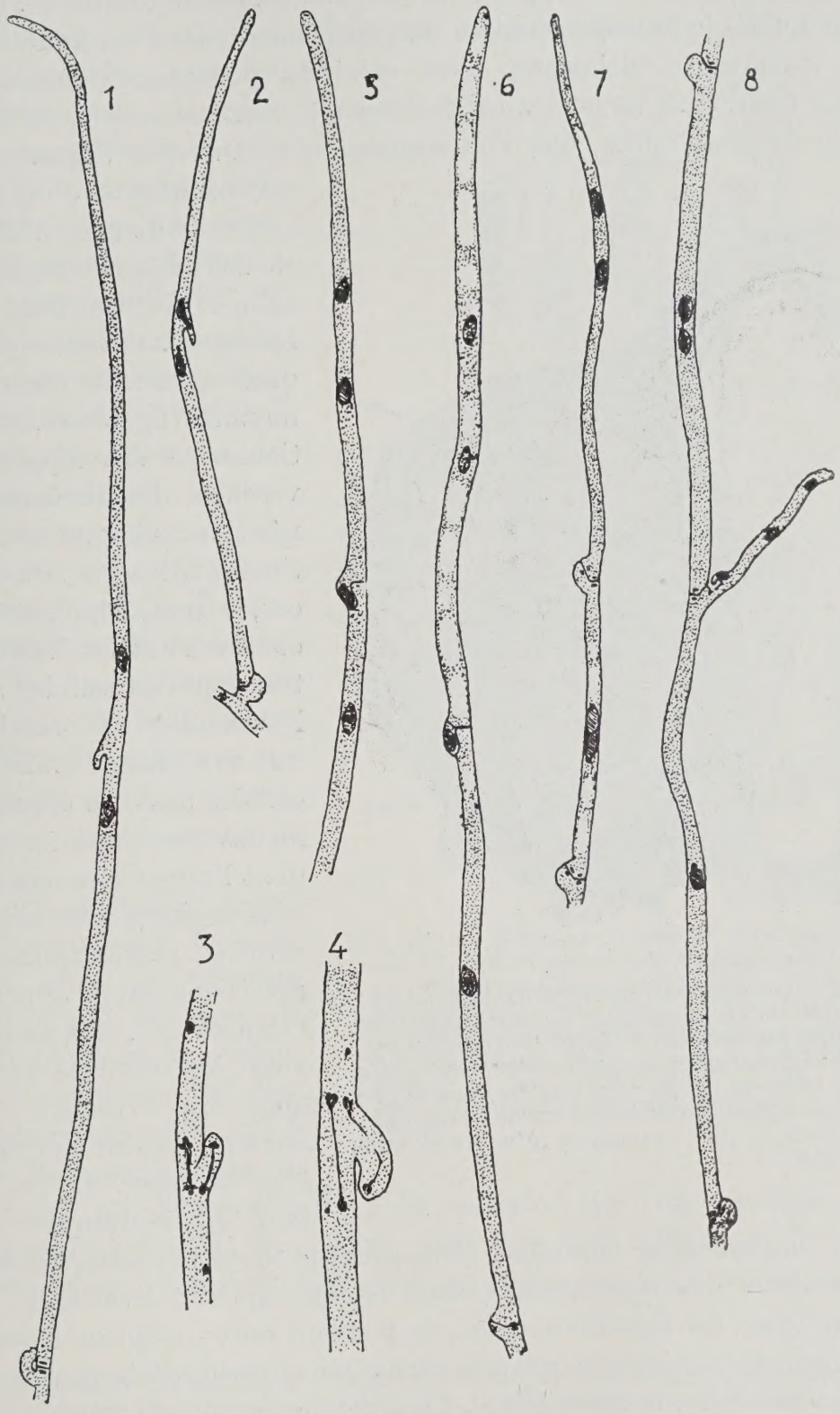
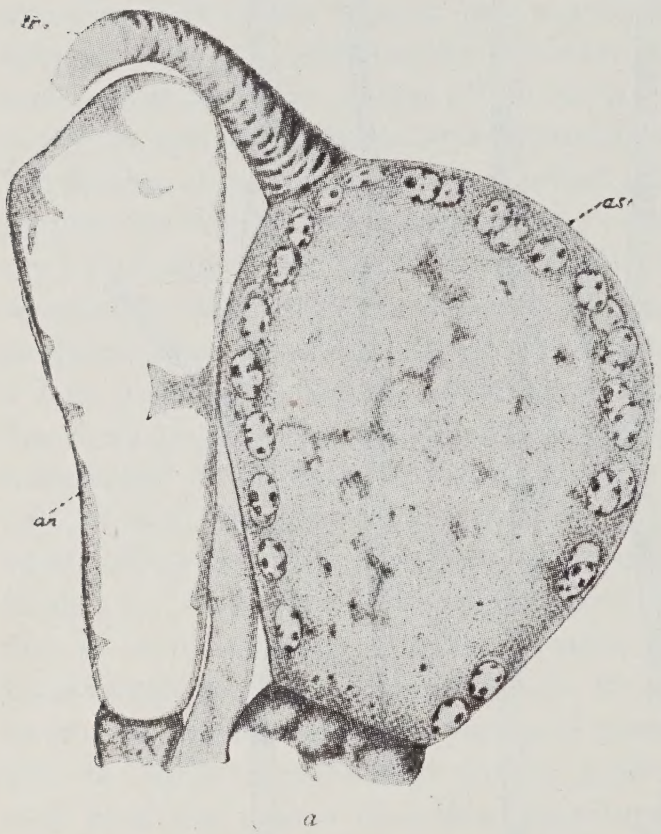


Fig. 342.— Cloisonnement du mycélium à cellules binucléées chez *Corticium varians* et *Corticium serum* (explication dans le texte ; d'après Kniep, 1915).

On sait que, chez les Exoascacées (Wieben, fig. 381), chez *Sphaerotheca Humuli*, *Phyllactinia Corylea* et d'autres Ascomycètes encore, les éléments

sexuels sont uninucléés : dans tous ces cas, le rapprochement a lieu entre les deux seuls noyaux présents. Par contre, chez d'autres Ascomycètes, la fécondation se produit entre éléments plurinucléés, vestiges de la gamétangie ancestrale ; c'est le cas, par exemple, de *Pyronema confluens* ; dans cette espèce, quand le protoplasma issu du gamétange mâle s'est confondu, après avoir traversé le trichogyne, avec celui du gamétange femelle, on voit les très nombreux noyaux ainsi mélangés *se répartir sous forme de paires* ; chacun de ces couples, que l'on suppose constitué par l'association d'un noyau mâle et d'un noyau femelle, se dispose à la périphérie de l'ascogone (fig. 343) ; puis celui-ci bourgeonne de nombreux diverticules dans lesquels pénètrent des paires de noyaux (fig. 344) ; ces diverticules se développent et deviennent des filaments cloisonnés dont chaque cellule contient un dicaryon. Dans tous les cas, la fusion nucléaire a lieu, comme chez les Basidiomycètes, dans des cellules situées à l'extrémité des ramifications du mycélium binucléé. Ces cellules sont les *asques*, homologues des basides, éléments dont l'importante signification sera dégagée plus loin (cf. p. 823), en même temps que des précisions seront apportées sur l'importance, très variable suivant les groupes systématiques, du mycélium à deux noyaux, encore appelé *mycélium ascogène*. Il est intéressant de remarquer que les mitoses conjuguées se déroulent, dans presque toute l'étendue de ce mycélium ascogène des Ascomycètes, sans le concours du diverticule observé chez la plupart des Basidiomycètes ; ne peuvent faire exception à cette règle que les mitoses conjuguées qui précèdent immédiatement la constitution de l'asque, c'est-à-dire la caryogamie. Chez de très nombreux Ascomycètes supérieurs, on observe alors, en effet les processus suivants, découverts par P.-A. Dangeard : la cellule terminale d'un filament ascogène à partir de laquelle va se former un asque, se recourbe d'abord de manière à prendre l'aspect d'un crochet ; les deux noyaux de cette cellule se disposent chacun dans une des branches du crochet, puis se divisent simultanément (fig. 345, 2) ;



a

Fig. 343. — Groupement des noyaux par paires à la périphérie du gamétange femelle (ascogone) de *Pyronema confluens*, après la fécondation. — *an.* : anthéridie presque entièrement vidée de son contenu. — *tr.* : trichogyne, par lequel le contenu de l'anthéridie s'est déversé dans l'ascogone. — *Asc.* : ascogone (d'après Claussen, 1912).

entre les noyaux-fils apparaissent alors des cloisons transversales, qui partagent la cellule ascogène en trois compartiments : un compartiment terminal, correspondant à l'extrémité libre du crochet, uninucléé : un compartiment moyen, occupant la courbe du crochet, binucléé ; enfin un compartiment basal, uninucléé, reliant l'ensemble au filament ascogène (fig. 345, *3*). L'élément moyen, binucléé, s'accroît alors dans des proportions considérables (fig. 345, *4*, *5*) et se transforme directement en asque, métamorphose dont le premier terme est la fusion nucléaire (fig. 345, *6*). Quant aux deux compartiments uninucléés, ils peuvent s'anastomoser (fig. 345, *4* et *5*) et devenir le point de départ d'un nouveau crochet. Les homologies entre ce processus du crochet ascogène et le mécanisme de la division avec diverticules du mycélium binucléé des Ascomycètes ont été établies pour la première fois par Mlle Bensaude et par Kniep (1918) : elles apparaissent avec évidence dans la fig. 345 (1).

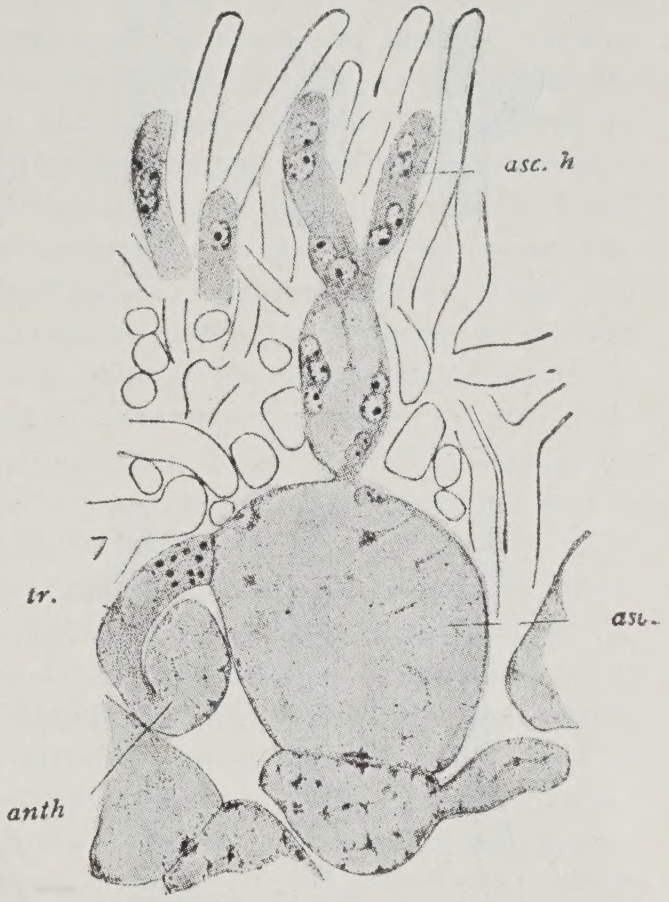


Fig. 344. — Premiers stades du bourgeonnement des hyphes ascogènes par l'ascogone fécondé de *Pyronema confluens* ; les ébauches de mycélium ascogène, déjà ramifiées, mais non encore cloisonnées, contiennent plusieurs couples de noyaux (dicaryons). — *asc. h.* : hyphes ascogènes. — *asc.* : ascogone. — *tr.* : trichogyne. — *anth.* : anthéridie (d'après Claussen, 1912).

Cette interprétation générale des phénomènes de la fécondation chez les Ascomycètes est d'une remarquable clarté. Il ne faudrait cependant pas croire qu'elle s'est imposée sans difficultés à l'esprit des biologistes. Bien au contraire, les problèmes relatifs à la sexualité des Ascomycètes ont été très longtemps l'objet de discussions très vives. Dès 1894, P.-A. Dangeard découvrait, chez *Pustularia vesiculosa*, la fusion des deux noyaux dans la

1. Le processus de formation des asques par le moyen d'un crochet, processus réalisé de manière typique chez *Pyronema confluens* et la plupart des Ascomycètes supérieurs, n'est pas le seul possible. On connaît, en réalité, quatre ou cinq types très différents de formation de l'asque.

Chez *Geopyxis Catinus*, Guilliermond a découvert (1904) que les asques naissent aux dépens de filaments rectilignes dont la cellule *terminale* est *uninucléée* et la cellule subterminale binucléée ; cette dernière donne naissance à un rameau latéral dans lequel pénètrent les deux noyaux, puis qui se développe directement en asque après caryogamie. Harper a retrouvé le même processus chez *Phyllactinia Corylea* (1905).

Chez *Galactinia succosa*, Maire a signalé (1905) que l'asque se développe directement,

cellule destinée à se transformer en asque. En 1900, HARPER signalait,

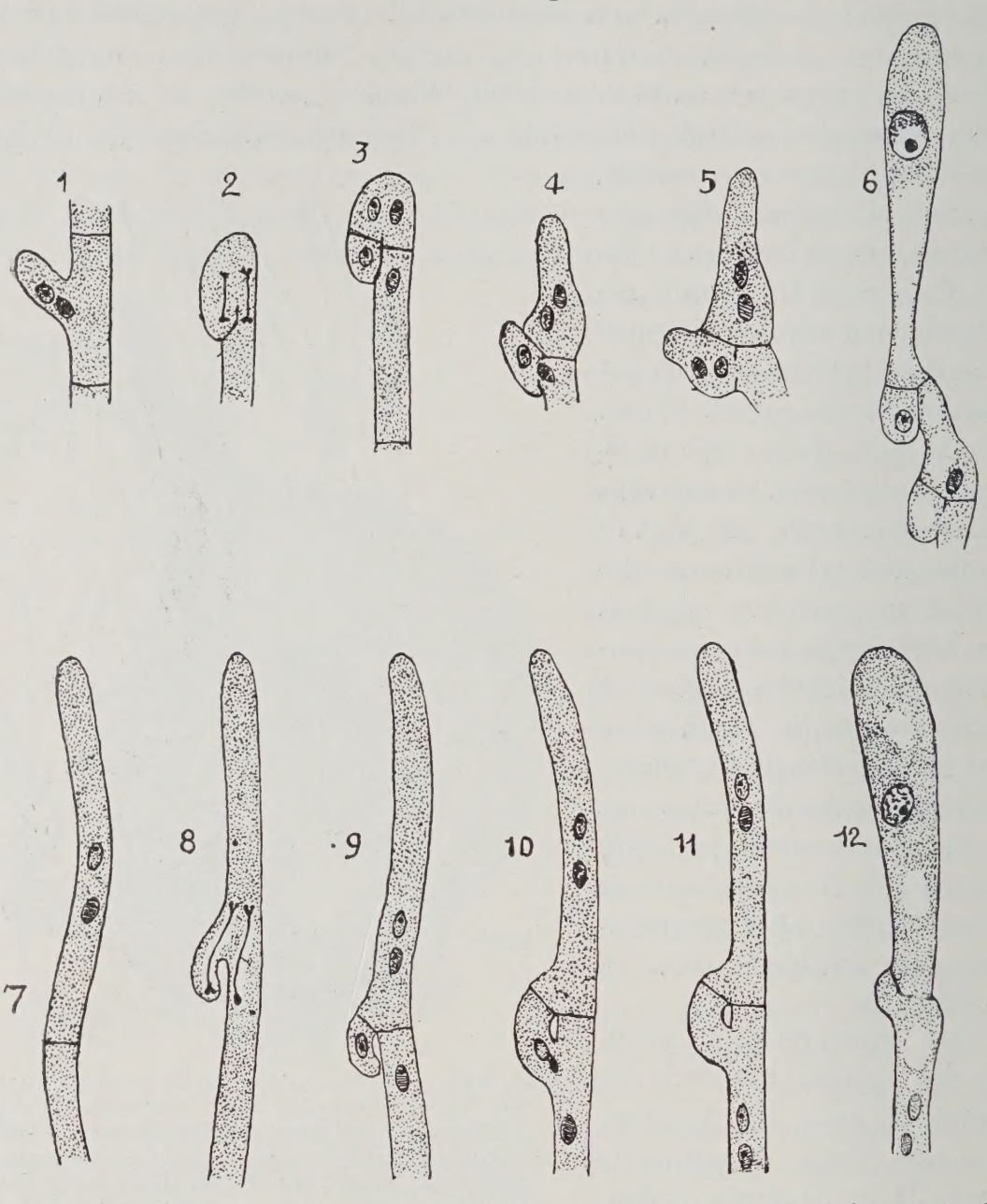


FIG. 345. — Schéma montrant : 1° l'homologie des processus de cloisonnement du mycélium à dicaryons des Basidiomycètes supérieurs et des processus de formation du « crochet ascogène » chez les Ascomycètes du type *Pyronema*. 2° l'homologie de l'asque et de la baside. — De 1 à 6, premiers stades de la formation de l'asque (constitution du crochet et caryogamie) chez les Ascomycètes du type *Pyronema* ; en 6, cellule uninucléée (après caryogamie) destinée à devenir directement un asque. — De 7 à 12, premiers stades de la formation de la baside (suite et fin des cloisonnements avec diverticule, caractéristiques du mycélium à dicaryons des Basidiomycètes supérieurs. — cf. fig. 342 — et caryogamie) ; en 12, cellule uninucléée (après caryogamie), destinée à devenir directement une baside (d'après GÄUMANN, 1926).

d'autre part, le rapprochement par couples des noyaux ♂ et ♀ dans le gamétange ♀ fécondé de *Pyronema confluens* ; il interprétait ce rappro-

sans formation de crochet, à partir de la cellule *terminale* d'un filament ascogène à dicaryons, cellule dans laquelle se produit la caryogamie.

Chez certaines formes inférieures (Gymnoascacées, Aspergillacées), les asques se forment en chapelet sur les hyphes ascogènes, à partir de cellules ayant été le siège d'une fusion nucléaire (BREFELD, DE BARY, EIDAM, P. A. DANGEARD).

Enfin, chez les Laboulbéniales, il ne se forme pas d'hyphes ascogènes : les asques dérivent de cellules constituant un complexe qui résulte de la segmentation de l'œuf.

chement comme représentant un début de caryogamie, mais admettait qu'elle était aussitôt suivie de la fusion nucléaire ; il croyait, en effet, avoir vu se confondre les noyaux rapprochés. La fusion nucléaire découverte par P. A. Dangeard dans la cellule destinée à devenir l'asque, fusion dont Harper ne méconnaît pas l'existence, serait, suivant le savant américain, une deuxième caryogamie, spéciale aux Ascomycètes, sans équivalent ailleurs, destinée à maintenir constant le rapport nucléoplasmatique au sein d'une cellule subissant un énorme accroissement de volume. Mais P. A. Dangeard ne tardait pas à combattre ces conclusions, affirmant (1903, 1904) que les gamétanges du *Pyronema* ne sont plus fonctionnels, qu'une fusion nucléaire ne peut donc s'y produire, enfin que la seule caryogamie existant chez cet Ascomycète est la fusion nucléaire intervenant à l'origine de l'asque. Cependant, Maire avait vu, en 1903, chez une Pezizinée, *Galactinia succosa*, une lignée de cellules binucléées, comparable à celle qu'il avait observée chez les Basidiomycètes et ce fait paraissait important. C'est en 1912 que Claussen, ayant repris, chez *Pyronema*, l'étude de la question, lui a donné la solution généralement adoptée aujourd'hui et que l'on a résumée plus haut ; les gamétanges de ce Champignon peuvent être fonctionnels et sont alors le siège d'un appariement des noyaux (union « *harperienne* » ; Vuillemin) ; la caryogamie, c'est-à-dire l'achèvement du processus ébauché par ce rapprochement, est retardée ; dans toute l'étendue du mycélium ascogène, les cellules présentent les deux noyaux sexuels conjugués, mais non confondus ; enfin, dans les cellules qui terminent le mycélium ascogène, c'est-à-dire dans les jeunes asques, la caryogamie s'accomplit : c'est la fusion « *dangeardienne* » (Vuillemin). Cette solution paraît, d'ailleurs, d'autant moins contestable qu'elle est appuyée par des expériences physiologiques précises ; les recherches de Derx sur *Penicillium luteum*, de Shear et Dodge sur les *Neurospora*, de Dodge et de Betts sur les *Ascobolus*, ont prouvé que ces Ascomycètes sont hétérothalliques (cf. p. 879) : chaque individu de l'une ou de l'autre de ces espèces, cultivé isolément, ne produira jamais de périthèce c'est-à-dire de mycélium ascogène ; mais si l'on met en présence, deux à deux, des individus différents, on obtient aussitôt, dans 50 % en moyenne de ces cultures mixtes, des fructifications ; ce résultat implique que les Champignons étudiés comprennent deux catégories d'individus, la réalisation d'un mycélium binucléé exigeant la mise en contact d'individus appartenant à l'une et à l'autre de celles-ci ; or, une telle différenciation ne peut être que d'ordre sexuel. D'ailleurs, Shear et Dodge, en mettant en présence, deux à deux, des individus appartenant à des espèces différentes de *Neurospora*, ont obtenu des *périthèces hybrides* (1).

1. De nombreux Basidiomycètes supérieurs sont également hétérothalliques ; l'hétérothallisme a été découvert chez eux (Mlle Bensaude, 1918 ; Kniep, 1918) alors que leur étude cytologique avait été moins poussée que celle des Ascomycètes, et cet argument d'ordre expérimental, irréfutable, n'a pas laissé aux morphologistes la possibilité d'interpréter diversement les phénomènes sexuels des Basidiomycètes, comme ils l'ont fait pour ceux des Ascomycètes.

Enfin, le retard dans la fusion des noyaux sexuels, traduit par la formation, consécutive à la fécondation, d'un plus ou moins grand nombre de cellules à dicaryon, est un phénomène assez fréquent, et le cas des Champignons supérieurs (Ascomycètes et Basidiomycètes) est loin d'être exceptionnel. Sans anticiper sur la description de phénomènes du même ordre réalisés chez les Phanérogames, on indiquera ici les cas de fusion nucléaire retardée observés chez les Animaux.

Les faits de cet ordre les mieux connus ont été mis en évidence par les recherches de Häcker (1890-1892) et de Rückert sur l'embryologie des Crustacés Copépodes du genre *Cyclops* (*C. strenuus* et *C. brevicornis*). Ces savants ont montré que les phénomènes intimes de la fécondation consistent exclusivement, ici, en un rapprochement, non suivi de fusion, des deux noyaux ♂ et ♀. La segmentation de l'œuf commence tout aussitôt ; les deux noyaux rapprochés se divisent simultanément, les deux figures caryocinétiques étant distinctes, mais étroitement parallèles. Chacun des deux premiers blastomères contient ainsi un dicaryon paraissant comparable à celui des Eumycètes. Les divisions suivantes ne comportent plus qu'une seule figure mitotique, mais dans laquelle le fuseau, tendu entre les deux centrosomes, présente deux parties nettement séparées : sur chacun de ces demi-fuseaux évoluent, en groupes parfaitement individualisés, les chromosomes provenant de chacun des partenaires du dicaryon ; et, à la télophase, deux noyaux se constituent à chaque pôle. Jusqu'à un stade assez avancé de la segmentation, toutes les cellules embryonnaires restent ainsi pourvues d'un dicaryon ; puis, à un stade qui n'a pas été déterminé avec précision, la caryogamie s'achève : les cellules ne contiennent plus qu'un seul noyau, et, sur le fuseau mitotique, les chromosomes paternels et maternels sont mélangés.

Chez le Gastéropode *Crepidula*, Conklin a observé des faits du même ordre : au moment de la fécondation, les deux noyaux se rapprochent sans se fusionner. A la première mitose, un seul fuseau se forme, dirigé par deux centrosomes, mais qui comporte deux moitiés longitudinales, bien distinctes, sur chacune desquelles évoluent les chromosomes de chaque noyau sexuel. A la télophase de la première mitose, *un seul* noyau se constitue à chaque pôle ; mais ce noyau présente, sur un méridien en contact avec le centrosome, un sillon profond qui révèle sa nature double. Les noyaux restent ainsi *incomplètement fusionnés*, et se divisent avec des fuseaux doubles jusqu'à un stade assez avancé de l'embryogenèse : jusqu'à la formation de 29 à 60 cellules. Puis la fusion totale s'accomplit. Ce cas de *Crepidula* est particulièrement intéressant, car il est intermédiaire entre ceux où la fusion nucléaire est immédiate et ceux où elle est très longtemps retardée. D'autres cas analogues ont été décrits dans d'autres groupes animaux, y compris chez une Amibe, *Amœba diploidea*, étudiée par Hartmann et Nägler, chez laquelle les deux noyaux résultant de la fécondation restent à l'état de dicaryon pendant tout le cycle vital et ne se fusionnent qu'immédiatement avant l'acte sexuel, dans chacune des deux cellules-gamètes. On reviendra, d'ailleurs, sur certains de ces cas, à propos

des phénomènes intimes de la fécondation chez les Gymnospermes. Dès maintenant, l'étude des phénomènes intimes de la fécondation chez les Champignons et les comparaisons tirées du Règne animal, montrent que la fusion nucléaire, phénomène constant dans l'acte sexuel, chez tous les êtres vivants, peut être immédiatement consécutive à la fusion des deux gamètes ou, au contraire, être très considérablement retardée, tous les intermédiaires possibles, depuis le cas des *Peronospora* de Berlese (p. 761), jusqu'à ceux de *Cyclops* et de *Crepidula*, existant entre les cas extrêmes.

Les phénomènes intimes de la fécondation chez les Algues.

L'étude des phénomènes intimes de la fécondation chez les Algues est moins instructive, du point de vue de la connaissance des phénomènes de fusion nucléaire, que celle des Champignons ; elle est plus instructive, par contre, du point de vue de la connaissance des phénomènes de plasmogamie. Dans les gamètes des Algues inférieures (Conjuguées) existent, en effet, de volumiveux chloroplastes dont la destinée au moment de la fécondation a pu être suivie dans certains cas.

Chez les Zygnémacées, les phénomènes intimes de la fécondation ont été particulièrement bien étudiés dans les genres *Spirogyra* et *Zygnema*.

Dans ces deux genres, les protoplastes des gamètes de sexe opposé participent tout entiers : noyaux, cytoplasma, chondriome, vacuoles, au phénoméne de la fécondation. Les modifications intimes que présentent, au moment de la copulation, ces deux protoplastes, considérés chacun dans leur ensemble sont, si l'on s'en réfère aux recherches récentes de Lloyd, extrêmement complexes : la tension superficielle des gamètes se modifie et leur pression osmotique diminue ; on sait, d'autre part (cf. p. 749), qu'ils subissent aussi, à ce même moment, une forte contraction. Lloyd remarque que la grande vacuole, qui occupait, auparavant, presque toute la cellule, disparaît, tandis que l'on aperçoit, dans chaque gamète, des *vacuoles pulsatiles*, auxquelles l'auteur assigne un rôle important dans la réalisation des phénomènes de copulation. Quand les deux protoplastes, à la suite de ces processus complexes, se sont fusionnés en un œuf, on observe, à l'intérieur de celui-ci, deux noyaux et un nombre de chloroplastes double de celui qui caractérise, pour l'espèce considérée, chaque cellule végétative. Dans le genre *Zygnema*, il semble, suivant les indications données par P.-A. Dangeard et Kurssanow, que le rapprochement, puis la fusion des noyaux se succèdent alors très rapidement : l'œuf ne contient bientôt plus qu'un seul noyau. Mais, chez les *Spirogyra*, il ne paraît pas qu'il en soit toujours de même : la fusion nucléaire est particulièrement bien connue dans ce genre ; Schmitz l'y a décrite dès 1879, c'est-à-dire peu après la découverte, par O. Hertwig, des phénomènes de caryogamie (cf. p. 758) et, depuis de nombreux cytologistes l'y ont observée ; or, de ces multiples observations, il semble bien résulter que, si le rapprochement des noyaux suit immédiatement, comme toujours, la fécondation, la fusion nucléaire est, le plus souvent, beaucoup plus tardive : l'œuf des

Spirogyres évolue *lentement*, s'entoure d'une membrane protectrice complexe, ne germe qu'au bout de plusieurs mois, et la caryogamie ne s'y produit que plusieurs jours après la fécondation (8 à 20 jours, suivant KARSTEN), quand se forme l'épaisse couche brune et cutinisée qui revêt extérieurement le zygote. Quand cet œuf germera, il formera l'ébauche d'un nouvel individu, c'est-à-dire une cellule unique qui, dès le début, contiendra le nombre de chloroplastes caractéristique de l'espèce ; or, dans l'œuf, ces chloroplastes sont en nombre double : chez les *Zygnema*, par exemple, dans les cellules végétatives desquels les chloroplastes sont constamment au nombre de deux, l'œuf en contient, sitôt après la fécondation, toujours quatre (P.-A. DANGEARD, KURSSANOW) ; or, il semble bien établi, par les travaux de KURSSANOW sur *Zygnema stellinum*, de CHMIELEWSKY sur *Spirogyra crassa*, de TRÖNDLE sur *Sp. longata* et *Sp. neglecta*, formes toutes fonctionnellement hétérogames, que les chloroplastes apportés par la cellule mobile, c'est-à-dire par la cellule ♂, ne tardent pas à dégénérer dans le zygote, puis à disparaître ; les chloroplastes du nouvel individu auraient donc une origine exclusivement maternelle.

Chez les Desmidiacées, les phénomènes intimes de la fécondation ont fait l'objet d'études beaucoup moins nombreuses. Ils ont, toutefois, été l'objet de recherches détaillées, déjà anciennes (1888), de KLEBAHN, sur les genres *Closterium* et *Cosmarium*. Dans ces deux genres, l'œuf contiendrait, sitôt après la fécondation, deux noyaux rapprochés et quatre chloroplastes (les cellules végétatives contiennent, toutes, deux chloroplastes) ; les chloroplastes se fusionneraient d'abord deux à deux, tandis que les noyaux s'accouplent ; la caryogamie n'a lieu que beaucoup plus tard, au moment de la germination de l'œuf. Il est difficile d'admettre, sans autres arguments, cette prétendue fusion des chloroplastes qui jamais, depuis, n'a été prouvée, ni chez les Desmidiacées, ni dans un autre groupe ; d'ailleurs, les méthodes dont disposait KLEBAHN étaient insuffisantes pour l'étude précise de l'appareil chlorophyllien. Le zygote des *Closterium* et *Cosmarium*, germant en produisant simultanément deux cellules, c'est-à-dire deux nouveaux individus, peut-être serait-il plus indiqué d'admettre qu'aucun des quatre chloroplastes de l'œuf ne dégénère ; mais ceux-ci se répartiraient, en groupes de deux, dans chacun des nouveaux individus. Par contre, chez *Hyalotheca dessiliens*, Desmidiacée récemment étudiée par POTTHOFF et caractérisée par ce fait que ses cellules contiennent un seul chloroplaste et que ses œufs germent comme ceux des Zygnémacées, en produisant *un seul* individu, il paraît bien établi que l'un des deux chloroplastes réunis dans l'œuf dégénère très rapidement. La conservation de tous les chloroplastes de l'œuf, ou la dégénérescence de la moitié d'entre eux, dépendraient donc, avant tout, de la formation, aux dépens du protoplasma de l'œuf, de deux individus ou d'un seul.

On peut tirer, semble-t-il, des arguments en faveur de cette conclusion, de l'étude de la fécondation *chez les Diatomées benthiques*. Du point de vue de la caryogamie, cette étude n'apporte aucun fait nouveau ; quand les gamètes des Diatomées se sont confondus, le rapprochement, puis la fusion

des noyaux se succèdent très rapidement dans l'œuf. Mais du point de vue du comportement des plastes, elle paraît plus instructive, au moins chez les espèces digamétiques. Chez de nombreuses Diatomées benthiques, chaque cellule contient un seul chloroplaste pourvu de deux pyrénoïdes ; après fixation et coloration par les méthodes courantes, le contour des chloroplastes devient peu distinct, mais les pyrénoïdes restent très nettement reconnaissables et, de leur considération, il est possible, dans une certaine mesure, de juger des destinées du chroloplaste. Or, chez les Diatomées digamétiques possédant un seul plaste (type *Rhopalodia gibba*, étudié par KLEBAHN), il semble que celui-ci se divise, au moment de la formation des gamètes, en deux moitiés, dont chacune serait dévolue à l'un de ceux-ci ; à l'intérieur d'une cellule-mère, chaque gamète présente, en effet, un seul pyrénoïde. La fécondation réaliserait ainsi la réunion, dans l'œuf, de deux demi-chloroplastes ; d'où la présence de deux pyrénoïdes, dans le zygote, immédiatement après la copulation. A partir de ces deux demi-chloroplastes se constituerait le chloroplaste unique, à deux pyrénoïdes, de l'individu nouveau dérivé du zygote. Chez ces Diatomées digamétiques, par conséquent, comme chez les Desmidiacées formant deux individus à partir de l'œuf, aucune dégénérescence de plastes ne se produirait parce que le doublement du nombre de ceux-ci dans l'œuf permet précisément leur restitution, en nombre normal, à chacun des individus nouveaux.

Chez les Volvocales et les Ulothricales, les phénomènes intimes de la fécondation n'ont jamais fait l'objet d'études spéciales. Tout au plus quelques travaux, tels que celui de SCHILLER sur *Ulva*, suffisent-ils à suggérer que la caryogamie présente, chez ces plantes,les mêmes caractères généraux qu'ailleurs.

Chez les Rhodophycées,l'existence des phénomènes de rapprochement et de fusion nucléaire a été démontrée par les travaux de nombreux cytologistes. Seul, YAMANOUCHI a donné quelques précisions sur la caryogamie chez *Polysiphonia violacea* ; d'après cet auteur, le noyau ♂, beaucoup plus petit que le noyau femelle, entre en prophase au moment d'aborder ce dernier.

Dans le vaste groupe des *Phéophycées*, les phénomènes intimes de la fécondation n'ont été étudiés, avec quelque précision, que chez *Dictyota* par WILLIAMS, et surtout chez les Fucales (*Fucus*, *Halidrys*), par FARMER et WILLIAMS, par STRASBURGER, enfin par YAMANOUCHI. Chez *Halidrys*, des modifications profondes se produisent au sein de l'oosphère, dès que celle-ci a été pénétrée par un spermatozoïde : elle se gonfle, paraît moins opaque ; sa surface devient chagrinée et, par chacune des petites verrucosités dont elle est couverte, exsudent des chapelets de gouttes, formées, peut-être, d'une matière mucilagineuse. Cet état est, d'ailleurs, tout à fait fugace car, au bout de quelques minutes, l'œuf s'arrondit ; sa surface devient lisse et il s'entoure d'une membrane. Les phénomènes de fusion nucléaire sont également très rapides : le noyau ♂ traverse, en quelques minutes la couche épaisse de cytoplasma dont le noyau ♀ est entouré ; il aborde celui-ci et se fusionne *aussitôt* avec lui. Le noyau mâle reste, jusqu'à la caryogamie, beaucoup plus petit que le noyau ♀. Le noyau de

fusion entre en division sitôt qu'il est constitué, et le fuseau de cette première caryocinèse est dirigé, comme il est de règle chez les Dictyotales ou les Fucales (cf. p. 262), par deux centrosomes. L'origine de ces centrosomes n'a pas été déterminée avec précision ; on ignore, s'ils sont formés *de novo*, ou s'ils dérivent du centrosome dévolu à l'oosphère lors de la télophase de la dernière division dont elle résulte, ou, enfin, si l'un, au moins, d'entre eux, ne dériverait pas directement de l'un des mastigosomes du spermatozoïde fécondant.

Les phénomènes intimes de la fécondation chez les Bryophytes.

Ils ont été décrits, pour la première fois, d'une manière sommaire et très incomplète, par KRUCH, en 1890, chez une Hépatique, *Riella Clausonis* ; cet auteur signale que, sitôt après sa pénétration dans l'oosphère, le spermatozoïde augmente beaucoup de volume, devient globuleux et prend ainsi l'aspect d'un noyau, à l'intérieur duquel huit chromosomes seraient nettement visibles ; dans le noyau femelle aussi, huit chromosomes se formeraient sitôt après l'entrée du spermatozoïde dans l'oosphère ; au moment de la caryogamie, que KRUCH n'a pas observée, les noyaux sexuels seraient donc en prophase. Divers auteurs (GRAHAM, WOODBURN, BLACK, etc...) observent des images se rapportant à la fécondation dans diverses espèces d'Hépatiques, mais c'est en 1923 seulement que RICKETT donnait la première étude complète des phénomènes intimes de la fécondation chez une Bryophyte, l'Hépatique *Sphaerocarpus Donnellii*. Et surtout, en 1926 et 1927, SHOWALTER décrivait, avec de nombreuses précisions, les phénomènes cytologiques de la fécondation chez trois Hépatiques : *Riccardia pinguis*, *Fossombronia angulosa* et *Pellia Fabbroniana* ; des Hépatiques, à l'exclusion de Muscinées, ont donc été l'objet de recherches de cet ordre. Il paraît, d'après les travaux de RICKETT et de SHOWALTER, que les phénomènes intimes de la fécondation présentent une physionomie variable suivant les genres.

Chez *Sphaerocarpus*, il semble que les phénomènes de la fécondation se produisent comme chez *Riella* : le noyau sexuel ♂, qui constitue à lui seul la presque totalité du spermatozoïde, perd sa forme filamenteuse, sitôt après son entrée dans l'oosphère, devient sphérique et entre en prophase. Simultanément, le noyau femelle entre en prophase. Les chromosomes mâles et femelles ainsi formés se mêlent sur un même fuseau de caryocinèse ; la fusion nucléaire se produit donc ici *à la métaphase* de la première mitose de l'œuf. C'est là un nouveau cas de retard de la caryogamie, retard plus accentué que chez les *Peronospora* de BERLESE, beaucoup moindre cependant que chez *Crepidula*, *Cyclops*, et *a fortiori*, que chez les Eumycètes.

Chez *Pellia Fabbroniana*, étudiée par SHOWALTER, le corps filamenteux du spermatozoïde fécondant s'applique, étroitement, sur toute sa longueur, contre la surface de l'oosphère (fig. 346, *1*), et se contracte en même temps : il devient nettement plus ténu ; quarante minutes, au plus tard, après la fécondation, ce spermatozoïde est entré, sans qu'il soit possible de préciser le mécanisme de cette pénétration, dans le cytoplasma de l'oosphère, où on

le trouve, avec la même épaisseur ou la même longueur, contourné de diverses manières, le plus souvent en spirale (fig. 346, *2*). Au bout de dix heures environ, sa forme change subitement : il se raccourcit, et s'épaissit d'autant, prenant ainsi l'aspect d'un corps ovoïde; puis, autour de lui, des « vacuoles » apparaissent dans le cytoplasma, « vacuoles » qui ne tardent pas à confluer et à l'entourer complètement ; en même temps, il se gonfle, cesse d'être

FIG. 346. — Stades successifs des phénomènes intimes de la fécondation chez *Pellia Fabbroniana*. — 1. Oosphère, figurée au fond de l'archégone, fixée 5 minutes après l'insémination. — 2. oosphère, fixée 1 h. 50' après l'insémination. — 3. Oosphère fixée 10 h. 40' après l'insémination (les figures 1, 2, 3, sont représentées au grossissement de 2.100). — 4. Noyaux sexuels en contact, dans une oosphère fixée 23 h. 35' après l'insémination. — 5. Début de la fusion des noyaux sexuels dans une oosphère fixée 26 h. 30' après la fécondation. — 6. Noyaux sexuels fusionnés, dans une oosphère fixée 26 h. 30' après la fécondation (4, 5, 6 : × 3.200) [d'après SHOWALTER, 1927].

uniformément colorable, laisse distinguer dans sa masse des grains plus fortement sidérophiles, vaguement anastomosés (fig. 346, *3*) ; l'ensemble de ce grumeau chromatique et de l'auréole claire formée autour de lui par les « vacuoles » confondues, auréole nettement limitée, maintenant, du cytoplasma, rappelle un noyau au stade synizesis. C'est ainsi que le noyau mâle aborde le noyau femelle, au sein duquel on observe, avec un gros nucléole, un réseau banal de chromatine (fig. 346, *4*) ; il s'accole étroite-

ment contre le noyau femelle, au contact duquel s'installe le grumeau chromatique ♂ ; puis, de 24 à 30 heures après la fécondation, la membrane limitant le noyau femelle disparaît au contact du grumeau mâle (fig. 346, *5*), tandis qu'une nouvelle membrane apparaît au delà, réunissant, dans une même cavité, les chromatines des deux sexes. La chromatine mâle reste quelque temps distincte de la femelle, par sa disposition sous forme d'un réseau beaucoup plus serré, à l'intérieur même du noyau de fusion (fig. 346, *6*). Enfin, toutes deux finissent par se confondre. La première division de l'œuf n'a lieu qu'au sixième ou septième jour après la fécondation. On remarquera que la fusion nucléaire est, des phénomènes intimes de la fécondation, le seul qui ait été étudié par Showalter ; ce dernier n'a pu, en effet, observer le comportement des flagelles et des mastigosomes du spermatozoïde ; ces éléments deviennent invisibles dès que le gamète ♂ a pénétré dans l'œuf.

Chez *Riccardia pinguis*, le spermatozoïde fécondant s'applique, sur toute sa longueur, contre la surface de l'oosphère, au point de la déprimer, creusant ainsi un sillon dans lequel il est logé (fig. 347,*1*), en même temps qu'il se contracte, devenant deux fois plus épais qu'à l'état de liberté. Dès ce moment, les flagelles et le mastigosome deviennent invisibles. Une demi-heure environ après que le spermatozoïde s'est ainsi accolé à l'oosphère, il pénètre dans celle-ci, dans le cytoplasma de laquelle il demeure sans changement pendant une durée de 24 à 36 heures. Pendant ce temps, le volume de l'œuf s'est considérablement accru et de grandes vacuoles de sont formées en son sein ; dans la cavité du noyau femelle, le réseau de chromatine s'est rétracté autour du nucléole (fig. 347, *2*). C'est alors que le noyau ♂, demeuré jusqu'alors filamenteux et contourné en spirale, commence à entrer dans le noyau femelle ; l'une de ses extrémités y pénètre et devient aussitôt vésiculeuse (fig. 347, *3*) ; peu, à peu tout le filament nucléaire ♂ s'introduit ainsi dans la cavité du noyau ♀ ; le processus est très lent : il dure de 20 à 30 heures, suivant les estimations de Showalter ; la vésicule formée par la spire ♂ entrant dans le noyau ♀ ne cesse ainsi de grossir, en même temps qu'elle cesse d'être uniformément colorable et que ses contours se font moins distincts (fig. 347, *4*). Finalement, quand toute la chromatine ♂ a pénétré, elle se présente, dans le noyau femelle, sous forme d'un réseau aux contours imprécis, mais dont la trame serrée contraste avec celle, très lâche, de la chromatine femelle (fig. 347, *5*). La distinction entre ces deux réseaux s'atténue peu à peu et, quatre jours environ après la fécondation, le noyau de l'œuf offre un réticulum chromatique homogène, d'apparence banale.

Chez *Fossombronia angulosa*, enfin, un troisième type, différent des deux précédents, est réalisé. Le spermatozoïde paraît pénétrer *instantanément* dans l'oosphère (fig. 348,*1*), sans s'appliquer, au préalable, à sa surface, comme c'est le cas chez *Riccardia* et *Pellia* ; en même temps — autre différence,— il se raccourcit et s'épaissit. Durant 30 heures, après la fécondation, le spermatozoïde subsiste ainsi dans le cytoplasma de l'oosphère ; en même temps, le volume de celle-ci, dans laquelle apparaissent de grandes vacuoles, aug-

mente, comme c'est le cas chez *Riccardia*. De même, aussi, que chez *Riccardia*, le réseau chromatique du noyau ♀ se rétracte vers le centre, sous forme d'un grumeau dense. C'est à ce moment que le noyau ♂ pénètre dans le noyau ♀ ; SHOWALTER n'a pas réussi à observer cette pénétration, mais il a vu, quelques instants après, le noyau ♂ isolé dans la cavité du noyau ♀ sous forme d'une masse vermiforme, renflée et contournée irrégulièrement (fig. 348, *2*). Les contours de cette masse, d'abord nets, s'estom-

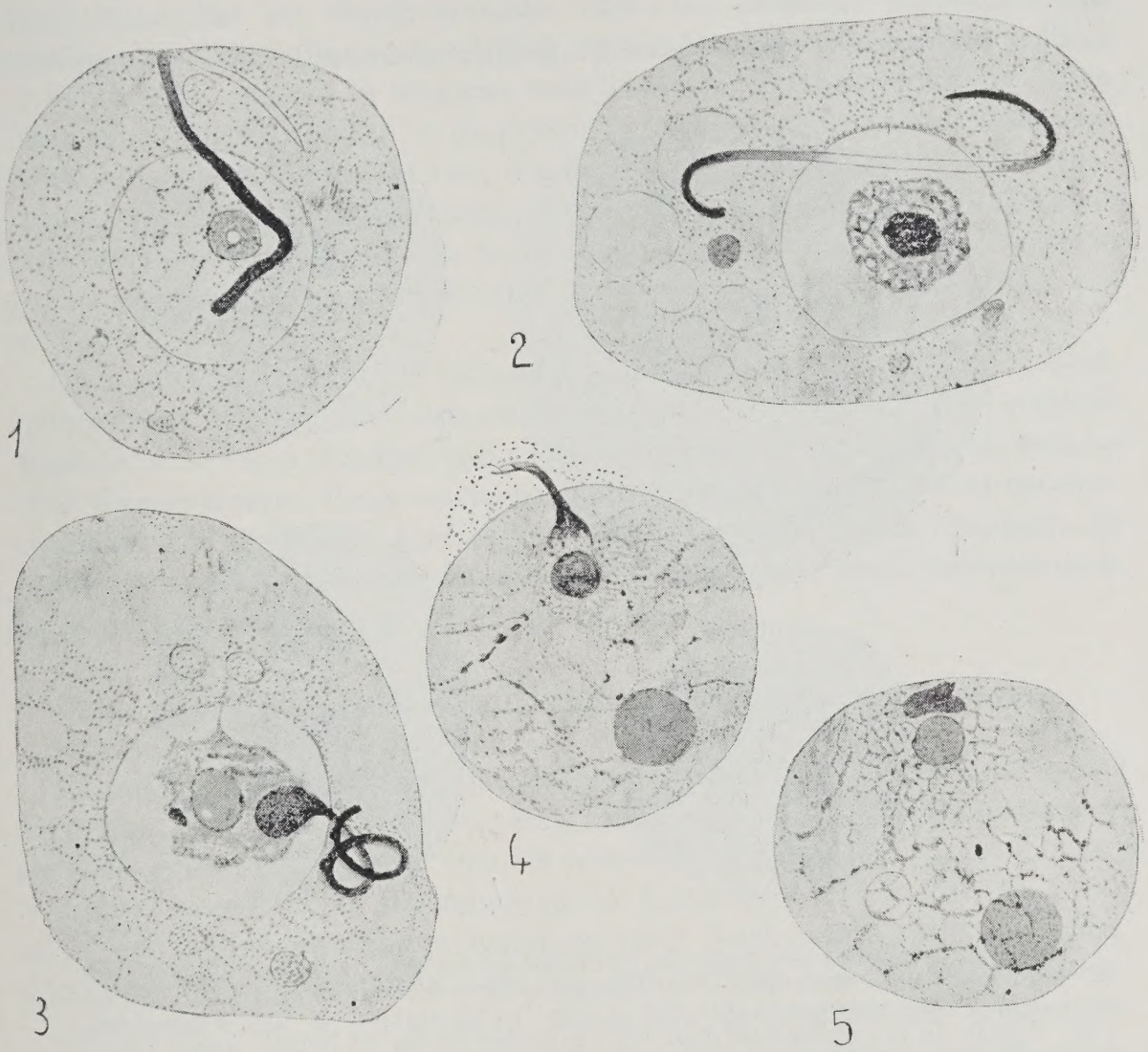


FIG. 347. — Stades successifs des phénomènes intimes de la fécondation chez *Riccardia pinguis*. — 1. Oosphère fixée 23 minutes après l'insémination (× 2.100). — 2. Oosphère fixée 18 h. 45' après l'insémination (× 2.100). — 3. Oosphère fixée 34 h. 30' après l'insémination (× 2.100). — 4. Noyau d'une oosphère fixée 53 h. 30' après l'insémination (× 3.200). — 5. Noyau d'une oosphère fixée au même instant que 4 (× 3.200) [d'après SHOWALTER, 1926].

pent (fig. 348, *3*) ; un ou deux globules, colorables comme des nucléoles, apparaissent en son sein (fig. 348, *4*) ; puis elle finit par ne plus être distincte de la chromatine femelle.

Les recherches de SHOWALTER sont intéressantes, non seulement par les détails circonstanciés qu'elles apportent concernant la pénétration du noyau mâle dans l'oosphère, puis dans le noyau femelle, mais encore à un autre point de vue. Chez *Riccardia pinguis*, il est de règle qu'*un seul* sper-

matozoïde pénètre à l'intérieur de l'oosphère (fig. 347) ; la *monospermie* est, chez cette Hépatique, la condition normale de la fécondation, comme chez les Fucales, les Dictyotales, et, d'une manière générale, dans tous les cas précédemment envisagés. Exceptionnellement, deux spermatozoïdes peuvent entrer ensemble dans l'oosphère; SHOWALTER a observé que l'un et l'autre sont effectivement fécondants, c'est-à-dire se fusionnent avec le noyau femelle, mais il n'a pu déterminer la destinée de cet œuf anormal.

Chez *Pellia Fabbroniana*, la monospermie est le cas le plus fréquemment

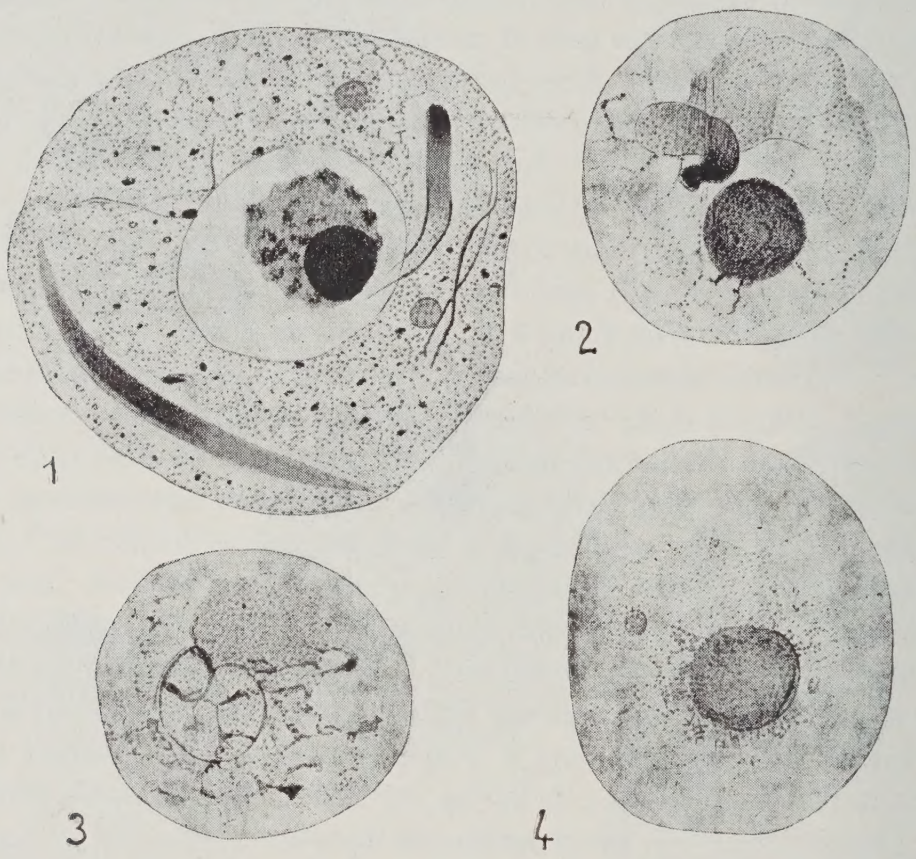


FIG. 348. — Stades successifs des phénomènes intimes de la fécondation chez *Fossombronia angulosa*. — 1, Oosphère fixée 6 minutes après l'insémination : trois spermatozoïdes ont pénétré (× 2.100). — 2, 3, 4, Stades successifs de la caryogamie dans des oosphères fixées 42 heures après l'insémination (× 3.200) [d'après SHOWALTER, 1927].

réalisé (fig. 346) ; mais la pénétration de deux spermatozoïdes n'est pas exceptionnelle ; SHOWALTER est disposé à admettre, sans, toutefois, pouvoir rien affirmer, qu'une triple fusion peut alors se produire.

Chez *Fossombronia*, enfin, deux ou trois spermatozoïdes pénètrent *régulièrement* dans l'oosphère (fig. 348) ; la *dispermie* (entrée de deux spermatozoïdes) ou la *polyspermie* (entrée de plusieurs spermatozoïdes) sont, ici, la condition normale de la fécondation, Mais, alors, on n'observe jamais de triples fusions nucléaires. Un seul noyau ♂ est effectivement fécondant, c'est-à-dire se fusionne avec le noyau ♀. Les noyaux ♂ surnuméraires restent dans le cytoplasma, où ils demeurent longtemps visibles, tout en devenant de moins en moins colorables. Quand la première division de segmentation

est achevée, on peut voir encore, dans l'un des deux blastomères, ou dans chacun d'entre eux, les derniers vestiges des spermatozoïdes surnuméraires ; il semble que ceux-ci soient digérés lentement par le cytoplasma de l'œuf.

Ces faits, dont d'autres exemples seront donnés plus loin, appellent une comparaison avec certains phénomènes bien connus chez les Animaux. Normalement, chez la plupart des Animaux, un seul spermatozoïde pénètre dans l'œuf : la monospermie est la règle ; accidentellement, dans des conditions naturelles ou expérimentales, deux ou plusieurs spermatozoïdes entrent dans l'œuf ; deux cas peuvent alors se produire : un seul des noyaux ♂ ayant ainsi pénétré se fusionne avec le noyau ♀ (Grenouille) ; ou bien deux ou plusieurs noyaux ♂ participent à cette fusion (Oursin). Dans les deux cas, le développement qui, dès le début, présente de profondes anomalies, aboutit à la constitution d'embryons monstrueux, qui meurent plus ou moins rapidement ; la polyspermie offre toujours ici un caractère pathologique. Ces cas paraissent être comparables à ceux de *Riccardia* et de *Pellia*.

Dans quelques groupes d'Animaux, chez les Insectes, les Poissons Elasmobranches, la Lamproie, certains Batraciens Urodèles et Anoures, certains Reptiles et certains Oiseaux, enfin, la polyspermie est *physiologique*, comme chez *Fossombronia* ; l'œuf est normalement pénétré par plusieurs spermatozoïdes ; tôt (Urodèles, Insectes) ou tard (Elasmobranches, Oiseaux), les noyaux ♂ surnuméraires dégénèrent, également comme chez *Fossombronia*, et le développement se poursuit sans accidents.

Les phénomènes intimes de la fécondation chez les Ptéridophytes.

Ils ont été sommairement décrits, pour la première fois, en 1889, par Campbell, chez *Pilularia*. Shaw les a étudiés ensuite (1898), d'une manière détaillée, chez une Filicinée, *Onoclea sensibilis* ; Thom, en 1899, les a observés chez diverses espèces d'*Adiantum* et d'*Aspidium* ; Yamanouchi, enfin, en a donné une description classique chez *Nephrodium molle*, en 1908. C'est sur ces dernières recherches que sera surtout basé l'exposé suivant.

Au moment de la fécondation, l'oosphère de *Nephrodium* présente la forme d'une lentille concave, dont la concavité est tournée vers le col de l'archégone, dans lequel pullulent les spermatozoïdes. Le noyau qu'elle contient présente la même forme et n'est séparé de sa surface supérieure que par une couche très mince de cytoplasma. Ici, la monospermie est la règle : un seul spermatozoïde pénètre dans l'oosphère, et son corps spiralé entre de suite, en raison de la minceur de la couche cytoplasmique à traverser, au contact du noyau femelle ; il s'aplatit contre ce dernier, dans lequel il pénètre ensuite par son extrémité antérieure. Il s'y introduit rapidement tout entier et on l'y observe, au sein du réseau constitué par la chromatine femelle, sous forme d'une spire uniformément et intensément sidérophile. Dès lors, ce noyau ♂ va, sans perdre d'abord son individualité, présenter une série de changements identiques, mais en sens inverse, à ceux qui s'étaient produits pendant la transformation de la spermatide en sper-

matozoïde : il cesse, d'abord, d'être uniformément colorable et se change en une masse très finement réticulée, présentant encore l'aspect général d'une spire. Ce réseau deviendra peu à peu moins délicat, plus lâche ; son contour se simplifiera et, finalement, le réticulum chromatique mâle se confondra avec le réseau femelle.

Que deviennent, pendant ce processus de caryogamie, la vésicule cytoplasmique, le chondriome, les flagelles et le mastigosome du spermatozoïde ? La destinée de la vésicule et du chondriome est inconnue. Celle des flagelles et du mastigosome a été décrite par Thom, chez *Adiantum* et *Aspidium* ; ces éléments se détacheraient du noyau, pendant la traversée du cytoplasma et seraient, peu à peu, résorbés par celui-ci.

Les phénomènes intimes de la fécondation chez les Gymnospermes.

La fécondation a été observée complètement, pour la première fois, dans le groupe des Gymnospermes, par Ikeno, chez *Cycas revoluta*, en 1898. Presque simultanément, elle a été décrite par Blackman chez *Pinus sylvestris*. Elle a été ensuite l'objet de recherches multiples, recherches dont le grand nombre s'explique sans doute par ce fait que les Gymnospermes sont, pour l'étude des phénomènes intimes de la fécondation, des objets de choix. On envisagera d'abord les phénomènes intimes de la fécondation chez les Cycadales et le *Ginkgo*, ensuite chez les Conifères et les Gnétales.

La fécondation chez les Cycadales et le Ginkgo.

Dans un premier type de fécondation, représenté dans les genres *Ginkgo* et *Cycas*, étudiés tous deux, à ce point de vue, par Ikeno, il semble que *la polyspermie soit impossible.* Des spermatozoïdes mis en liberté par les tubes polliniques, un seul traverse, en effet, le col archégonial et pénètre dans l'oosphère ; ceux qui n'ont pas été utilisés dégénèrent sur le plancher de la chambre pollinique. Dès que le spermatozoïde fécondant est entré dans l'oosphère, il se disloque : son noyau glisse hors de l'enveloppe cytoplasmique qui demeure sur place, à la partie tout à fait supérieure du gamète ♀, avec le mastigosome spiralé ; le noyau mâle, ainsi libéré, gagne le centre de l'oosphère, où il se rencontre avec le noyau femelle, beaucoup plus volumineux ; il s'accole contre ce dernier et, sans s'aplatir, en repousse, devant lui, la membrane, jusqu'à se constituer ainsi une logette hémisphérique, dans laquelle il disparaît complètement. Le noyau ♂, dès lors situé dans le noyau ♀, en est cependant séparé par les membranes, parfaitement conservées, qui les limitent tous deux. Celles-ci ne vont pas tarder, sur toute leur surface de contact, à se résorber, et les deux noyaux n'en formeront plus qu'un seul.

Un deuxième type de fécondation est représenté dans les genres *Zamia*, où il a été étudié par Webber, *Dioon*, *Ceratozamia* et *Stangeria*, où il a été étudié par Chamberlain. Chez ces Cycadales, la polyspermie est possible. Quand un des spermatozoïdes a, le premier, forcé le col archégonial et

pénétré dans l'oosphère, d'autres ne tardent pas à le suivre par l'orifice ainsi ouvert (cf. p. 757) ; mais il est rare que plus d'un seul pénètre ensuite dans le cytoplasme de l'oosphère et, dans tous les cas, un seul de ces spermatozoïdes est fécondant ; il s'agit, chez ces Cycadales, du premier ayant pénétré. Ce premier spermatozoïde s'est disloqué en entrant dans l'oosphère à la suite, pense CHAMBERLAIN, de la constriction subie en forçant le col archégonial : le noyau a glissé hors de l'enveloppe cytoplas-

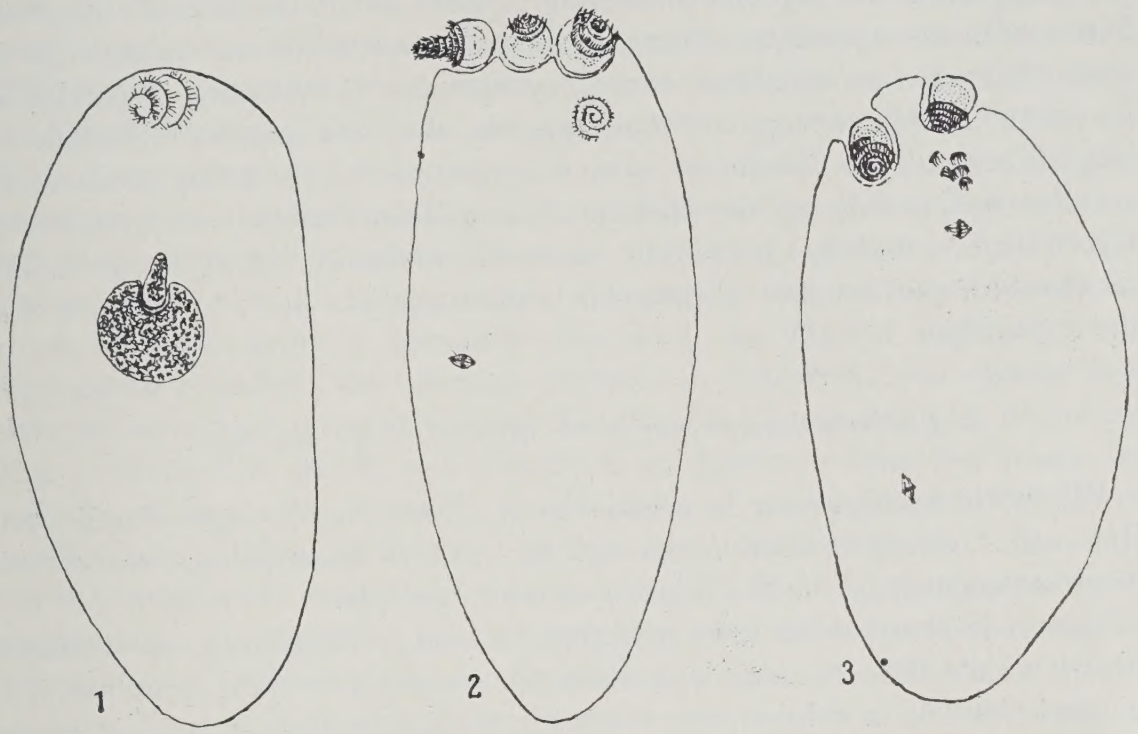


FIG. 349. — Fécondation chez *Stangeria paradoxa*. — 1. Le noyau mâle, abordant le noyau femelle, a profondément déprimé la surface de celui-ci et se trouve en partie inclus dans la cavité ainsi formée. Dans la région supérieure de l'oosphère, on aperçoit la spire flagellée du spermatozoïde fécondant, abandonnée par celui-ci au moment de sa pénétration dans le cytoplasme femelle (× 42). — 2. Oosphère après la fécondation et pendant la première mitose du noyau de fusion : on remarquera la dimension relativement très petite de cette première figure mitotique. Dans la partie supérieure de l'oosphère, on aperçoit encore la spire flagellée abandonnée par le spermatozoïde fécondant. Trois spermatozoïdes surnuméraires, ayant suivi le spermatozoïde fécondant à travers le col archégonial, sont étroitement accolés contre le pôle supérieur de l'oosphère (× 42). — 3. Oosphère après la fécondation. On aperçoit, dans la moitié inférieure du gamète femelle, le petit fuseau de la première mitose du noyau de l'œuf. A la partie supérieure de l'oosphère, on distingue des fragments de la spire flagellée d'un spermatozoïde et, un peu au-dessous de ces fragments, une figure mitotique correspondant à la division du noyau d'un spermatozoïde surnuméraire entré dans l'oosphère. Deux autres spermatozoïdes surnuméraires sont profondément enchâssés dans le cytoplasma de l'oosphère, mais n'ont pas pénétré (× 42). [d'après CHAMBERLAIN, 1916].

mique, comme le « noyau » d'un fruit charnu soumis à une compression ; l'enveloppe reste sur place, ainsi que le mastigosome spiralé qu'elle contient (fig. 349) ; le noyau se déplace rapidement vers le centre de l'oosphère, entre en contact avec le noyau ♂, beaucoup plus volumineux, en repousse la membrane, et la caryogamie se produit de la même manière que chez *Cycas* et *Ginkgo* (fig. 349, *1*). L'enveloppe cytoplasmique du spermatozoïde, demeurée à la partie supérieure de l'oosphère, se confond

assez rapidement avec le cytoplasma de celle-ci ; la spire mastigosomienne demeure plus longtemps visible. Quant aux spermatozoïdes surnuméraires qui peuvent suivre le spermatozoïde fécondant, ils ne subissent aucune dislocation en traversant le col archégonial ; CHAMBERLAIN admet qu'ils demeurent intacts parce que, trouvant la voie vers l'oosphère ouverte par le premier spermatozoïde, ils n'éprouvent, au passage, aucune constriction. Ils s'immobilisent à la partie supérieure de l'oosphère, dans le cytoplasma de laquelle il semble qu'ils soient lentement résorbés ; le noyau de ces spermatozoïdes surnuméraires est, toutefois, susceptible de se diviser, une fois au moins, dans le cytoplasme de l'oosphère (fig. 349, *3*). Les détails de la caryogamie n'ont pas été observés chez les Cycadales. Il importe, toutefois, d'indiquer que, d'après une étude (1926) de LAWSON sur *Bowenia*, le mélange des chromosomes mâle et femelle serait, chez cette Cycadale, très retardé : jusqu'à la cinquième mitose de l'embryon, au moins, les stocks haploïdes ♂ et ♀ resteraient distincts, sur deux fuseaux étroitement jumelés.

La fécondation chez les Conifères et les Gnétales.

Elle a été décrite, pour la première fois, d'une manière approfondie, par BLACKMAN, en 1898, chez *Pinus sylvestris*. Cette description, très précise à certains égards, peut être donnée comme exemple.

Quand le sommet du tube pollinique a atteint l'oosphère, une communication s'établit entre ces deux éléments ; la paroi du tube, présente, à la partie terminale de celui-ci, une ponctuation, c'est-à-dire est amincie en un point ; elle se résorbe à ce niveau, et le protoplasma du tube se trouve ainsi directement en contact avec celui de l'oosphère. Tout le contenu de la partie inférieure du tube, c'est-à-dire une masse de cytoplasme contenant un nombre considérable de grains d'amidon, les deux cellules sexuelles mâles entières (noyau et cytoplasme, dans lequel BLACKMAN a decelé des bâtonnets fuchsinophiles, analogues « aux leucoplastes des cellules méristématiques »), le noyau propre du tube pollinique et le noyau de la cellule-support (cf. fig. 386, *4*), pénètrent dans la partie supérieure de l'oosphère. La destinée du cytoplasma du tube pollinique et des grains d'amidon n'a pu être suivie ; celle des autres éléments issus du tube, l'a été, au contraire, avec précision. Les contours des gamètes ♂ deviennent d'abord indistincts ; leur cytoplasme se confond avec celui de l'oosphère ; des quatre noyaux isolés situés ainsi au pôle supérieur de l'oosphère, l'un — l'un des noyaux sexuels ♂, bien reconnaissables en raison de leur taille plus grande — se détache du groupe et descend vers le noyau ♀ ; ce mouvement du noyau ♂ fécondant vers le noyau ♀ semble être très rapide, car il est extrêmement rare de l'observer, dans les coupes, fixé au milieu de sa course. Tandis qu'il traverse l'oosphère, ce noyau ♂ augmente de taille et devient plus volumineux ; il se distingue très nettement, dès lors, du noyau ♂ inutilisé, demeuré en arrière. Le noyau ♂ fécondant, arrivé au contact du noyau ♀, encore quatre ou cinq fois plus volumineux, s'applique contre lui, sans s'aplatir, en

déprime la membrane et y pénètre ainsi ,tout en restant nettement séparé par l'épaisseur des deux membranes limitantes demeurées intactes, jusqu'à ce qu'il y soit entièrement inclus ; l'accouplement des noyaux offre donc ici les mêmes aspects que chez les Cycadales. Cette pénétration du noyau mâle paraît être extrêmement lente. Quand elle est complète, c'est-à-dire quand le noyau mâle est emboîté dans le noyau femelle, des modifications structurales se produisent, également avec une grande lenteur, dans chacun des deux noyaux toujours nettement séparés par leurs membranes limitantes ; leur caryolymphe se dispose en fibres irrégulièrement disposées ; leur chromatine se condense en chromosomes ; en d'autres termes, les deux noyaux entrent en prophase. Quand les phénomènes prophasiques sont ainsi achevés, dans les deux noyaux, les membranes qui les limitent disparaissent brusquement ; les fibres formées par la caryolymphe s'ordonnent en un fuseau à l'équateur duquel se disposent, côte à côte, les chromosomes. La caryogamie est faite. Blackman observait ainsi, pour la première fois dans un Végétal supérieur, une caryogamie retardée ; de tels faits étaient, au contraire, bien connus déjà chez les Animaux ; sans revenir sur le retard de la caryogamie, beaucoup plus considérable, décrit par Haecker et Rückert chez le *Cyclops*, on connaissait le cas de l'*Ascaris*, étudié par van Beneden, en 1884, dans un Mémoire célèbre, où il était montré que, chez cet Animal, les deux noyaux, rapprochés dans l'œuf, au moment de la fécondation, entrent indépendamment en prophase, les chromosomes ainsi formés se mêlant ensuite à l'équateur d'un fuseau unique, c'est-à-dire, comme chez *Pinus*, à la métaphase. Chez le Pin silvestre et l'*Ascaris*, comme chez les *Peronospora* de Berlese, comme chez les Hépatiques *Riella* et *Sphaerocarpus*, la caryogamie, au lieu d'être, comme dans la plupart des cas, immédiate, et de consister dans la fusion de noyaux quiescents, est retardée jusqu'à la métaphase de la première mitose. Ces cas annoncent ceux dans lesquels le retard de la caryogamie est beaucoup plus accentué : le cas de *Crepidula*, des *Cyclops*, enfin des Eumycètes.

Après Blackman, de très nombreux auteurs ont étudié, d'une manière plus ou moins détaillée, les phénomènes de la fécondation dans presque tous les genres de Conifères. Leurs travaux ont, dans les grandes lignes, confirmé et généralisé les conclusions émises par Blackman à la suite de ses recherches sur le Pin silvestre ; mais elles les ont aussi complétées, sur plusieurs points importants.

Des détails complémentaires particulièrement intéressants ont été apportés au sujet de *la destinée du cytoplasme mâle au moment de la fécondation.*

Dans la famille des *Pinacées*, le cytoplasme mâle se comporte, en règle générale, de la manière décrite par Blackman chez *Pinus sylvestris* ; le cytoplasme du tube reste à la partie supérieure de l'oosphère : celui de la cellule mâle fécondante, est abandonné, dans la même région, par le noyau sexuel qui va, seul, vers le noyau femelle. Il en est ainsi dans les genres *Pinus* (*Pinus Laricio*, Chamberlain ; *Pinus Strobus*, Miss Ferguson),

Thuja (Land) ; *Cryptomeria* (Lawson) ; *Libocedrus* (Lawson) ; *Abies* (Hutchinson).

Dans la famille des *Taxacees* et dans quelques genres de Pinacées (*Taxodium*, *Juniperus*), la cellule mâle fécondante *toute entière* (cytoplasme et noyau) va vers le noyau femelle, et le cytoplasme mâle se dispose plus ou moins nettement autour du noyau de fusion. Dès 1903, Coker signale que, chez *Taxodium distichum*, la cellule mâle intégrale participe à la caryogamie ; après la fusion des noyaux, on peut observer l'amidon, apporté exclusivement par la cellule mâle, distribué régulièrement autour du noyau de l'œuf. Chez *Torreya californica* (Miss Robertson, 1904) *Torreya taxifolia* (Coulter et Land, 1905), *Cephalotaxus Fortunei* (Coker, 1907), *Phyllocladus alpina* (Miss Kildahl, 1908), il en est de même : la cellule mâle entière vient au contact du noyau femelle ; le cytoplasme mâle se répand alors autour des deux noyaux accouplés, leur constituant une gaine, bien reconnaissable jusqu'après la fécondation et même jusqu'après les deux premières divisions du noyau de l'œuf, par l'abondance des matériaux nutritifs qu'elle renferme ; il semble probable que ceux-ci sont utilisés au moment de ces premières mitoses du noyau de fusion. Chez *Juniperus communis*, Nichols décrit ainsi (1910) les phénomènes accompagnant la caryogamie : « Le cytoplasme et l'amidon provenant de la cellule mâle entourent graduellement les noyaux en voie de conjugaison, de sorte qu'aucune possibilité n'existe de confondre le noyau de fusion avec un noyau femelle non fécondé » ; et, dans la même espèce, à propos des mêmes phénomènes, Norén s'exprime ainsi (1907) : « Après la conjugaison des deux noyaux, le cytoplasme de la cellule mâle, avec l'amidon qu'elle contient, se dispose comme un manteau autour du noyau de fusion ». La participation effective du cytoplasme mâle aux phénomènes intimes de la fécondation ne paraît donc pas pouvoir être mise en doute chez les Taxacées, chez *Taxodium distichum* et chez *Juniperus communis*.

D'autres détails complémentaires importants ont été apportés, après Blackman, concernant *l'état des noyaux au moment de la caryogamie*.

Chez la majorité des Pinacées, les noyaux sont alors à l'état de repos. Mais, si les noyaux se fusionnent, les chromatines ne se confondent pas encore, comme le montre l'étude de la première mitose consécutive à la caryogamie. Cette première mitose se déroule à l'intérieur du noyau de fusion (le fuseau achromatique est donc, ici, incontestablement d'origine nucléaire, comme chez les Ascomycètes) dont elle n'occupe, d'ailleurs, qu'une minime partie : le volume de cette première figure mitotique n'excède pas, chez *Abies balsamea*, par exemple, d'après Hutchinson, le dixième du volume total du noyau. Or, dans de très nombreux cas, cette figure mitotique *est double* : chez *Tsuga canadensis* (Murrill, 1900), *Pinus Strobus* (Miss Ferguson, 1904), *Juniperus communis* (Norén, 1907), *Abies balsamea* (Hutchinson, 1915), cette figure comporte deux ébauches distinctes de fuseau, ébauches dont chacune est pourvue d'un jeu de chromo-

somes haploïdes (fig. 350, *2*). Le mélange des chromosomes (1) paraît se produire, vers la métaphase (fig. 350, *3*), dans la région équatoriale d'un fuseau présentant encore, parfois, des signes plus ou moins nets de duplicisme. Il faut sans doute voir là, comme dans les dispositifs observés par Blackman, des tendances à un retard de la caryogamie : quand les noyaux sexuels se confondent, les chromatines ne se confondent pas encore et le

Fig. 350. — Fécondation (caryogamie) chez *Abies balsamea*. — 1. Le noyau mâle entre en contact avec le noyau femelle. — 2. Début de la première mitose consécutive à la fusion des noyaux ; deux ébauches fusoriales, chacune avec un jeu haploïde de chromosomes, se forment côte à côte, dans une région très limitée du noyau de fusion. — 3. Métaphase de la première mitose : les chromosomes mâles et femelles sont mêlés (d'après Hutchinson, 1915).

mélange des chromosomes paternels et maternels n'a lieu qu'à la métaphase de la première mitose. La caryogamie apparaît ainsi comme un processus prolongé, présentant des phases distinctes.

Il convient, enfin, de signaler que, chez *Cephalotaxus Fortunei*, d'après

1. Hutchinson admet que, chez *Abies balsamea*, chaque chromosome paternel s'accouple alors avec un chromosome maternel ; on observerait, en effet, à la métaphase de la première division, un nombre de paires chromosomiques correspondant au nombre haploïde des chromosomes. Puis ces couples se couperaient *transversalement* et les moitiés ainsi séparées s'éloigneraient vers les pôles opposés où se reconstitueraient ainsi deux stocks chromosomiques diploïdes. Chamberlain, sous la direction duquel a travaillé Hutchinson, est disposé à adopter les conclusions de son élève et même à les étendre à *Stangeria* (1916). Mais ces interprétations n'ont jamais été vérifiées depuis et les cytologistes ne paraissent pas prêts à les accepter ; il est, en effet, difficile d'admettre, sans preuves évidentes, le fait, qui serait jusqu'à présent sans équivalent et entraînerait des conséquences théoriques importantes, d'un clivage *transversal* des chromosomes. On admet généralement, ainsi que Miss Ferguson l'a constaté chez *Pinus Strobus*, que les chromosomes paternels et maternels subissent, dès la première mitose du noyau de fusion, un clivage longitudinal, comme dans n'importe quelle mitose somatique.

Arnoldi, le noyau mâle surnuméraire se divise par amitose, dans le cytoplasma de l'oosphère. Si cette observation était exacte, on pourrait comparer ces divisions du noyau mâle surnuméraire aux divisions répétées des noyaux surnuméraires dans les œufs de certains Animaux, chez lesquels la polyspermie physiologique est la règle (Elasmobranches, Rückert), avec cette différence que, dans ce dernier cas, les divisions sont mitotiques. Chez les Elasmobranches (et il en est sans doute de même chez *Cephalotaxus*) les noyaux ainsi formés finissent par dégénérer.

Chez les Gnétales, les phénomènes intimes de la fécondation n'ont été observés que chez deux espèces d'*Ephedra* (*E. trifurca* et *E. distachya*). Le tube pollinique entre en contact, par son extrémité, avec la partie supérieure de l'oosphère, et décharge dans celle-ci une partie de son contenu, à savoir du cytoplasma, les deux noyaux ♂ et les deux noyaux végétatifs (noyau du tube pollinique et noyau de la cellule-support) ; le plus volumineux des deux noyaux ♂ (Cf. p. 719) émigre vers le noyau femelle avec lequel il se fusionne, sans délai, semble-t-il. Les autres noyaux dégénèrent sur place.

Les phénomènes intimes de la fécondation chez les Angiospermes.

Strasburger, le premier, en 1884, a observé la fusion d'un noyau ♂ avec le noyau de l'oosphère, chez *Monotropa Hypopitys*. De 1888 à 1891, Guignard retrouve et étudie ce phénomène, d'une manière assez approfondie, chez diverses Angiospermes. Mais Strasburger et Guignard n'observaient alors qu'un des aspects du phénomène.

En août 1898, S. Navachine communiquait au Congrès scientifique russe de Kiev les résultats de ses recherches sur la fécondation chez *Lilium Martagon* et *Fritillaria tenella* ; il signalait que les deux noyaux ♂ sont simultanément utilisés. L'un se fusionne avec le noyau de l'oosphère, ainsi que Strasburger et Guignard l'avaient déjà vu. L'autre se fusionne avec le noyau du sac embryonnaire, noyau résultant lui-même de la fusion de deux noyaux, primitivement séparés, du prothalle femelle : les *noyaux polaires*. L'oosphère fécondée se développe en un embryon, comme chez tous les êtres vivants. Le noyau du sac embryonnaire, fécondé par le second noyau mâle, se développe en un tissu spécial, dans lequel s'accumulent les matériaux de réserve mis à la disposition de l'embryon : l'*albumen*. Chez les Angiospermes, deux œufs sont donc formés en même temps ; *la fécondation est double*, mais deux embryons n'en résultent pas. Seule la fécondation de l'oosphère aboutit à la formation d'un embryon. La fécondation du noyau du sac aboutit à la constitution d'un tissu spécial ; cette deuxième fécondation offre, d'ailleurs, des caractères très particuliers, puisqu'elle consiste dans l'union d'un noyau ♂ avec un noyau d'une nature double, résultant lui-même d'une fusion nucléaire préalable (1).

1. On sait que la fécondation du noyau du sac est exprimée, génétiquement, par les phénomènes de *xénie*, consistant en une influence du grain de pollen fécondant sur les caractères de l'albumen (grains de Maïs amylacés apparaissant sur une plante productrice de grains sucrés, lorsque celle-ci est fécondée par le pollen d'une plante

En 1899, dès que GUIGNARD eut connaissance de la découverte de NAVACHINE, il se hâta, dans une Note à l'Académie des Sciences, d'indiquer que, lui aussi, avait observé le même phénomène, chez plusieurs espèces de Lis. La même année, Miss SARGANT confirme également, à la suite d'une nouvelle étude de *Lilium Martagon*, la réalité de la double fécondation. Au cours des années suivantes, GUIGNARD étudiait la double fécondation dans de nombreuses familles. STRASBURGER, à son tour, l'observait dans d'autres objets. Puis les vérifications se multiplièrent et le phénomène peut être considéré, aujourd'hui, comme étant d'une absolue généralité chez toutes les Angiospermes.

Dans cette étude des phénomènes intimes de la fécondation chez les Angiospermes, il y aura lieu d'envisager séparément : d'abord la pénétration du tube pollinique dans le sac embryonnaire et la décharge de son contenu, puis la fécondation de l'oosphère, enfin la fécondation du noyau du sac.

Pénétration du tube pollinique.

Dès que le tube pollinique est entré en contact avec le pôle supérieur du sac embryonnaire, il décharge, dans celui-ci, une partie de son contenu, c'est-à-dire les deux noyaux ou cellules ♂ (cf. p. 719), le noyau végétatif du grain de pollen, et, sans doute aussi, bien que ce fait paraisse être beaucoup moins net que chez les Gymnospermes, car il n'a jamais attiré l'attention des cytologistes, une petite quantité de cytoplasma. Cette décharge du contenu du tube pollinique *ne se produit jamais directement dans l'oosphère*, comme c'est cependant le cas chez les Gymnospermes ; elle se produit d'une manière tout autre et suivant deux modes différents.

A. — Chez certaines Angiospermes, l'extrémité du tube pollinique s'insinue *entre* les membranes limitant l'oosphère et les synergides et *se décharge dans le cytoplasma du sac embryonnaire*. De là, l'un des gamètes ♂ atteindra la surface de l'oosphère, l'autre le noyau du sac. Ce cas a été observé chez *Lilium Martagon* (GUIGNARD, fig. 351), chez *Adoxa Moschatellina* (TORSTEN LAGERBERG), chez *Silphium* (MERRELL), etc...

B. — Dans de nombreuses familles, la décharge du tube pollinique *se produit exclusivement dans une des deux synergides* ; cette synergide présente aussitôt des modifications complexes : son cytoplasme devient réfringent et, dans les coupes colorées d'objets fixés, est uniformément et intensément chromophile. Ces modifications accompagnent une dégénérescence de la synergide tout entière, tandis que les deux gamètes mâles s'en échappent pour se diriger, l'un vers l'oosphère, l'autre vers le noyau du sac. Restent dans la synergide dégénérescente ayant reçu la décharge du tube pollinique, son noyau propre, le noyau végétatif du grain de pollen, et, sans doute, le cytoplasma pollinique. Ce processus a été décrit, pour

à grains amylacés ; etc...). Ces faits sont restés énigmatiques jusqu'à la découverte de la double fécondation ; on n'apercevait pas, en effet, de quelle manière le pollen pouvait influer sur le développement d'un tissu nourricier que l'on croyait d'origine exclusivement maternelle.

la première fois, en 1901, par GUIGNARD, chez les Renonculacées ; il a été retrouvé par le même savant chez les Solanacées en 1902, par JUEL chez *Saxifraga granulata* et *Pyrola minor*, en 1907, par STRASBURGER chez les Urticacées en 1910. GUIGNARD et STRASBURGER considèrent ce mode de décharge comme le plus répandu chez les Angiospermes. Toutefois, même chez les plantes dans lesquelles il est normalement réalisé, il peut exceptionnellement arriver, sans que la fécondation soit compromise, que le tube pollinique se décharge entre les synergides et l'oosphère, dans le cytoplasma du sac embryonnaire : c'est, par exemple, ce qu'a observé GUIGNARD chez *Nigella damascena*.

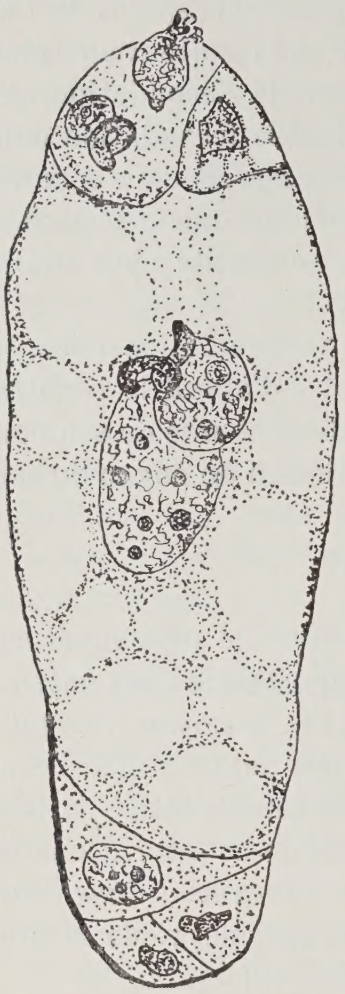


FIG. 351. — Double fécondation chez *Lilium Martagon*. Le tube pollinique, dont on aperçoit l'extrémité à la partie supérieure de la figure, a pénétré dans le sac embryonnaire, à la surface de l'oosphère : il en est sorti deux spermatozoïdes vermiformes dont l'un est entré dans l'oosphère et s'applique contre le noyau de celle-ci (à la partie supérieure de la figure), dont l'autre est descendu au milieu du sac embryonnaire et s'applique contre les noyaux polaires avec lesquels il va se confondre (d'après GUIGNARD, 1899).

Dans les deux cas, d'ailleurs, le résultat est identique ; le mélange du cytoplasma du tube pollinique avec le cytoplasma de l'oosphère est rigoureusement exclu.

Fécondation de l'oosphère.

Le gamète mâle arrive au contact de la membrane limitant l'oosphère et, ici encore, deux cas doivent être distingués. Quand le gamète ♂ est exclusivement un noyau, il pénètre directement à l'intérieur de l'oosphère. Mais quand le gamète ♂ est une cellule complète, comme c'est le cas chez *Vallisneria* et *Asclepias Cornuti*, pénètre-t-il tout entier dans l'oosphère, ou le noyau ♂ abandonne-t-il, avant d'entrer, son enveloppe de cytoplasma ? Il n'est pas possible de répondre avec certitude à cette question, qui appelle de nouvelles recherches ; tout au plus est-il permis d'avancer que, d'après les observations de WYLIE et de FINN, la pénétration du cytoplasme mâle dans l'oosphère n'est pas démontrée.

Quand le noyau ♂ est entré dans l'oosphère, il va, sans délai, s'accoler au noyau ♀. Si ce noyau ♂ est, suivant la règle générale, vermiforme et spiralé, il garde quelque temps cet aspect, puis grossit graduellement et dans des proportions parfois énormes, jusqu'à devenir à peu près sphérique, enfin se fusionne avec le noyau de l'oosphère.

Chez beaucoup d'Angiospermes, les noyaux sexuels sont quiescents au moment de la caryogamie.

Chez d'autres Angiospermes, très nombreuses, la caryogamie est retardée ; ainsi que GUIGNARD l'a signalé, dès 1891, les noyaux sexuels entrent en prophase avant de se fusionner.

Le moment de la caryogamie paraît, d'ailleurs, être assez mal fixé, au moins chez certaines espèces. Ainsi, SAX indique que, chez *Fritillaria*, les noyaux ♂ et ♀ sont tantôt quiescents, tantôt en prophase, au moment de la caryogamie. Chez *Lilium philadelphicum* et *L. longiflorum*, WENIGER indique que, au moment de la fusion, le noyau ♂ serait en prophase, le noyau ♀, par contre, encore au repos.

Fécondation du noyau du sac.

La fécondation du noyau du sac présente des aspects d'autant plus variés qu'il s'agit, ici, d'une triple fusion : fusion des deux noyaux polaires ; fusion de ceux-ci avec le noyau ♂.

La fusion des deux noyaux polaires peut avoir lieu précocement, avant même la pénétration du tube pollinique. C'est, par exemple, le cas observé par ERNST chez *Paris quadrifolia*.

Le plus souvent, les noyaux polaires ne sont pas encore confondus quand arrive le noyau ♂ (fig. 351). Et, alors, deux cas doivent être distingués.

Le noyau mâle peut se fusionner d'abord avec un des noyaux polaires; puis ce noyau de fusion entre en contact avec le second noyau polaire et se confond avec lui ; c'est ce processus qu'a observé NAVACHINE chez *Lilium Martagon* et *Fritillaria tenella*, lorsqu'il a découvert la double fécondation. Enfin, la fusion des trois noyaux peut être simultanée. Et c'est là, semble-t-il,le cas général, celui qu'a presque toujours observé GUIGNARD et qu'ont signalé, après lui, MOTTIER, BLACKMAN et WELSFORD, PACE, Miss NOTHNAGEL, WENIGER, etc...

Dans cette deuxième fécondation, comme dans la fécondation normale, les noyaux peuvent être quiescents au moment de la caryogamie ; c'est ce cas, par exemple, qu'ont observé NAVACHINE et GUIGNARD. Ou bien les noyaux peuvent être en prophase au moment de leur fusion : c'est, par exemple, ce qu'a signalé PACE chez *Cypripedium*. Ou bien encore, le noyau ♂ est en prophase, les deux noyaux polaires étant quiescents : c'est ce qu'a constaté WENIGER chez *Lilium philadelphicum* et *Lilium longiflorum*.

LA RÉDUCTION CHROMATIQUE

Les phénomènes de la fécondation, comportant l'union de deux noyaux, aboutissent à la formation d'une cellule, l'*œuf*, possédant une quantité de chromatine double de celle contenue dans chacun des gamètes. De fait, quand l'œuf se divise, on observe au fuseau deux fois plus de chromosomes

que lors des divisions ayant précédé la formation des gamètes. Le fait, toujours évident, l'est, peut-être, plus particulièrement encore lorsque la caryogamie est retardée et que se mêlent, sur un même fuseau, les chromosomes formés séparément dans chacun des noyaux sexuels. Mais ce doublement du nombre des chromosomes est, ensuite, annulé par une réduction de moitié. Cette réduction, souvent désignée sous le nom de *méiose* (FARMER et MOORE), est, partout, assurée par des foyers de divisions nucléaires dans lesquels chaque cellule subit deux caryocinèses successives, d'un type spécial, appelées *mitoses réductrices* ou *méiotiques* ; chaque couple de caryocinèses se déroule à l'intérieur d'une cellule-mère, souvent appelée *sporocyte*, car elle aboutit à la formation de quatre cellules-filles qui, dans le Règne végétal, sont très souvent des spores (*tétraspores*) ou des homologues de spores. On appelle noyaux *haploïdes* les noyaux dans lesquels se forment, lors de la mitose, *n* chromosomes et noyaux *diploïdes* ceux donnant naissance à 2 *n* chromosomes.

La réduction chromatique a été découverte par Ed. VAN BENEDEN, dans ses recherches sur l'ovogenèse chez *Ascaris megalocephala* ; en 1889, PLATNER a montré, le premier, au cours d'études sur la Limace, que la formation des spermatozoïdes comporte, comme celle des ovules, des phénomènes de réduction chromatique.

En 1888, STRASBURGER découvrait, à son tour, la réduction chromatique chez les Végétaux et, peu après (1889, 1891), GUIGNARD confirmait la réalité de ce phénomène chez diverses plantes supérieures : « dans le sac pollinique, comme dans le nucelle, c'est toujours au moment de la division du noyau de la cellule-mère définitive du pollen ou du noyau du sac embryonnaire, que le nombre des segments chromatiques se réduit exactement et brusquement à la moitié de celui que l'on observe dans les noyaux des tissus qui produisent les cellules sexuelles ». GUIGNARD n'a pas précisé, dès ce moment le mécanisme de ces divisions ; il a seulement reconnu que le nombre des chromosomes est réduit de moitié (de 24 à 12 chez *Lilium* et *Fritillaria*) dès la fin de la prophase de la première caryocinèse se produisant dans la cellule-mère.

Le mécanisme des divisions méiotiques, très complexe, a suscité d'innombrables recherches. Dans le Règne végétal, ce sont surtout les travaux de FARMER et de ses collaborateurs ou disciples (MOORE, DIGBY, MOTTIER, etc...), de STRASBURGER et de l'Ecole de Bonn, de GRÉGOIRE et des élèves de l'Ecole de Louvain qui ont posé les bases des explications données actuellement de ces phénomènes.

C'est d'après l'ensemble des images ainsi observées que l'on décrira, dans les pages suivantes, *les phases successives de la méiose* ; on résumera ensuite les discussions auxquelles a donné lieu *l'interprétation des processus prophasiques de la première division.*

LES PHASES SUCCESSIVES DE LA MÉIOSE

On s'efforcera, dans ce paragraphe, de dégager, parmi les innombrables observations relatées sur la méiose, celles qui paraissent être les plus exactes et les plus caractéristiques, qui permettent, par conséquent, de donner de ce phénomène une description aussi fidèle que possible, indépendamment de toute interprétation. La première, puis la seconde division méiotiques seront successivement envisagées.

La première division méiotique

La première division réductrice comprend, comme toute mitose, une prophase, une métaphase, une anaphase et une télophase ; mais l'anaphase et, surtout, *la prophase*, offrent ici des caractères très spéciaux, qui confèrent à cette caryocinèse une physionomie bien différente de celle de la caryocinèse typique ; aussi cette mitose a-t-elle été appelée *hétérotypique* (de ἕτερος = différent), par FLEMMING qui, dès 1887 avait reconnu, dans la testicule de la Salamandre, ces caractères très particuliers, sans même en comprendre la signification. On décrira successivement les diverses phases de cette première division.

De ces phases successives, c'est la première, la *prophase*, qui a suscité le plus d'intérêt ; elle paraît être, en effet, de très longue durée et comporte une série d'images extrêmement remarquables et complexes. Aussi est-il fort difficile de donner une description générale de cette prophase : celle-ci présente, en effet, comme, d'ailleurs, la prophase typique, des aspects qui peuvent différer considérablement suivant les espèces ; certaines images sont toutefois, suffisamment constantes pour conférer à toute prophase hétérotypique une physionomie nettement caractérisée et toujours reconnaissable.

La prophase hétérotypique est toujours marquée par un *agencement de la chromatine sous forme de filaments* ; c'est là une règle très remarquable, à laquelle on ne connaît pas d'exceptions : chez les objets à chromosomes courts ou granuleux (prochromosomes), objets dans lesquels la prophase typique présente des caractères très simples (résorption des anastomoses qui deviennent ainsi, directement, chromosomes), la méiose a été encore assez peu étudiée ; il est certain, toutefois, que, même dans ces plantes, la prophase réductrice est marquée par une disposition filamenteuse de la chromatine : la chromatine des prochromosomes paraît, en effet, tôt ou tard, s'écouler en travées filiformes (Cf. p. ex. : ROSENBERG, 1909 ; STOUT, 1912 ; DARLING, 1923 ; WESTBROOK, 1928 ; WILCKE, 1930).

En entrant dans le détail, on peut, avec GRÉGOIRE (1910), esquisser de la manière suivante la série des aspects les plus caractéristiques de toute mitose réductrice.

Il semble que, dans le noyau à l'état de repos des cellules-mères des

tétraspores, la chromatine soit, au moins dans les objets à chromosomes longs, disposée sous forme d'un réseau plus ou moins irrégulier. Le début

FIG. 352.— Passage du réseau au stade leptotène. — 1. Chez *Allium fistulosum* (d'après GRÉGOIRE, 1907). — 2. Chez *Adoxa Moschatellina* (d'après LAGERBERG, 1909).

de la prophase hétérotypique est marqué par un remaniement de ce réseau qui, peu à peu, par disparition des travées les plus fines et accentuation

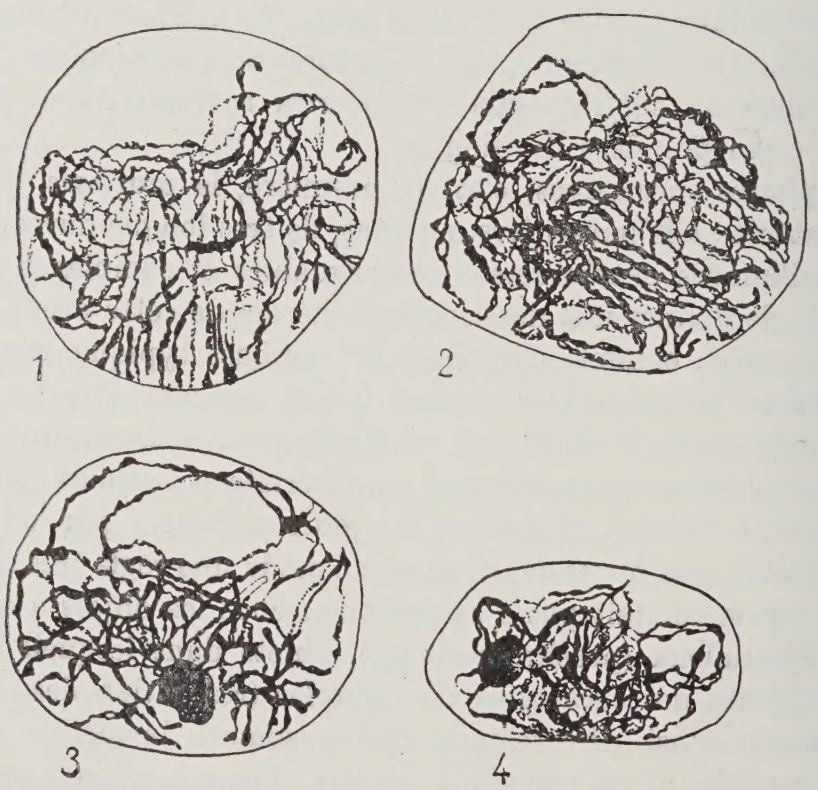


FIG. 353. — Stade zygotène. — 1. Passage du stade leptotène au stade zygotène chez *Osmunda regalis* ; noter la disposition « en bouquet » des filaments chromatiques. — 2. Stade zygotène réalisé chez *Osmunda*. — 3. Passage du stade leptotène au stade zygotène chez *Allium fistulosum*. — 4. Stade zygotène réalisé chez *Allium fistulosum* (d'après GRÉGOIRE 1907).

des autres, se change en un ensemble de filaments grêles et contournés en tous sens (fig. 352) ; parfois (fig. 353, *1*), *mais surtout chez les Animaux*, ces filaments sont orientés : tous comportent un segment terminal rectiligne ;

ils sont ainsi dressés sur une partie restreinte de la membrane nucléaire, tandis que, sur le reste de leur longueur, ils s'emmêlent, en boucles innombrables, dans la cavité du noyau ; la chromatine présente alors, grossièrement, la disposition d'un bouquet (noyaux « en bouquet », EISEN, 1900). Ce premier aspect de la prophase hétérotypique, caractérisé par l'agencement de la chromatine sous forme de filaments minces, a été distingué par DE WINIWARTER, au cours de ses recherches sur les divisions réductrices chez les Mammifères (Lapin, Homme), sous le nom, qui lui est resté depuis, de *stade leptotène* ; GRÉGOIRE a désigné ensuite (1907) l'ensemble de filaments grêles caractéristiques de ce stade par le terme de *leptonema* (λεπτος = grêle, effilé).

Puis, dans de nombreux objets au moins, les filaments leptotènes apparaissent, sur certains points de leur trajet, disposés à peu près parallèlement deux à deux (fig. 353). C'est le stade appelé *amphitène* par JANSSENS, ou encore, pour certaines raisons qui seront indiquées plus loin, *zygotène*, par GRÉGOIRE ; ce même savant réserve le nom de *zygonema* à l'ensemble des filaments minces ainsi disposés parallèlement. Dans certains objets au moins, il semble que cet aspect soit le premier à indiquer le début de la prophase hétérotypique ; les filaments minces, aussitôt dégagés du réseau, apparaissent plus ou moins nettement couplés. Chez les plantes dont les noyaux sporocytaires contiennent un réseau à peine indiqué, dans lequel sont, de place

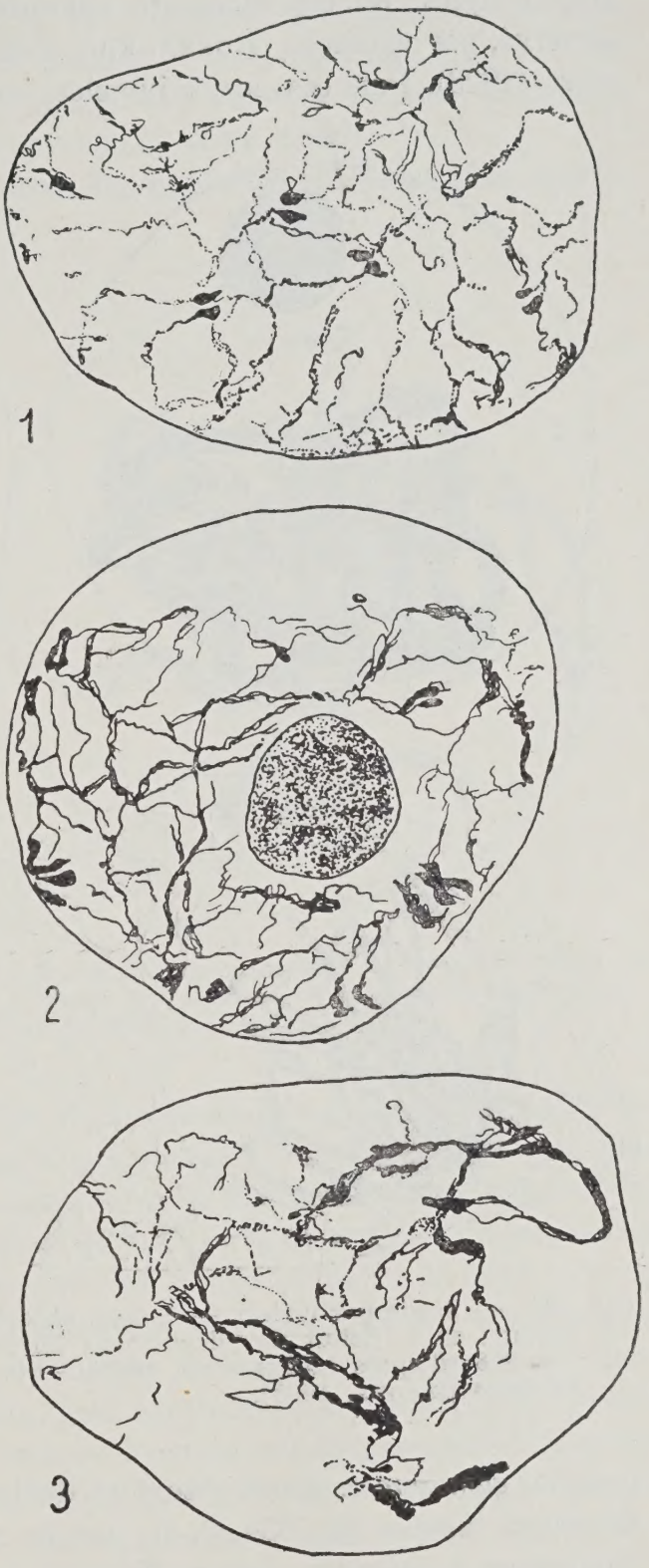


FIG. 354. — Formation du zygonema chez *Drosera*. — 1. Appariement des prochromosomes ; — 2, 3, étirement, en filaments minces, des prochromosomes accouplés (d'après ROSENBERG, 1909).

en place, incorporés des corps très chromatiques (prochromosomes ou chromocentres), la prophase est annoncée par un rapprochement par couples de ces éléments colorables (fig. 354, *1*) ; c'est ce qu'ont observé, par exemple, Rosenberg chez *Drosera* (1909) ou Darling chez *Acer* (1923). Puis ces corps jumelés, auxquels Strasburger réservait le

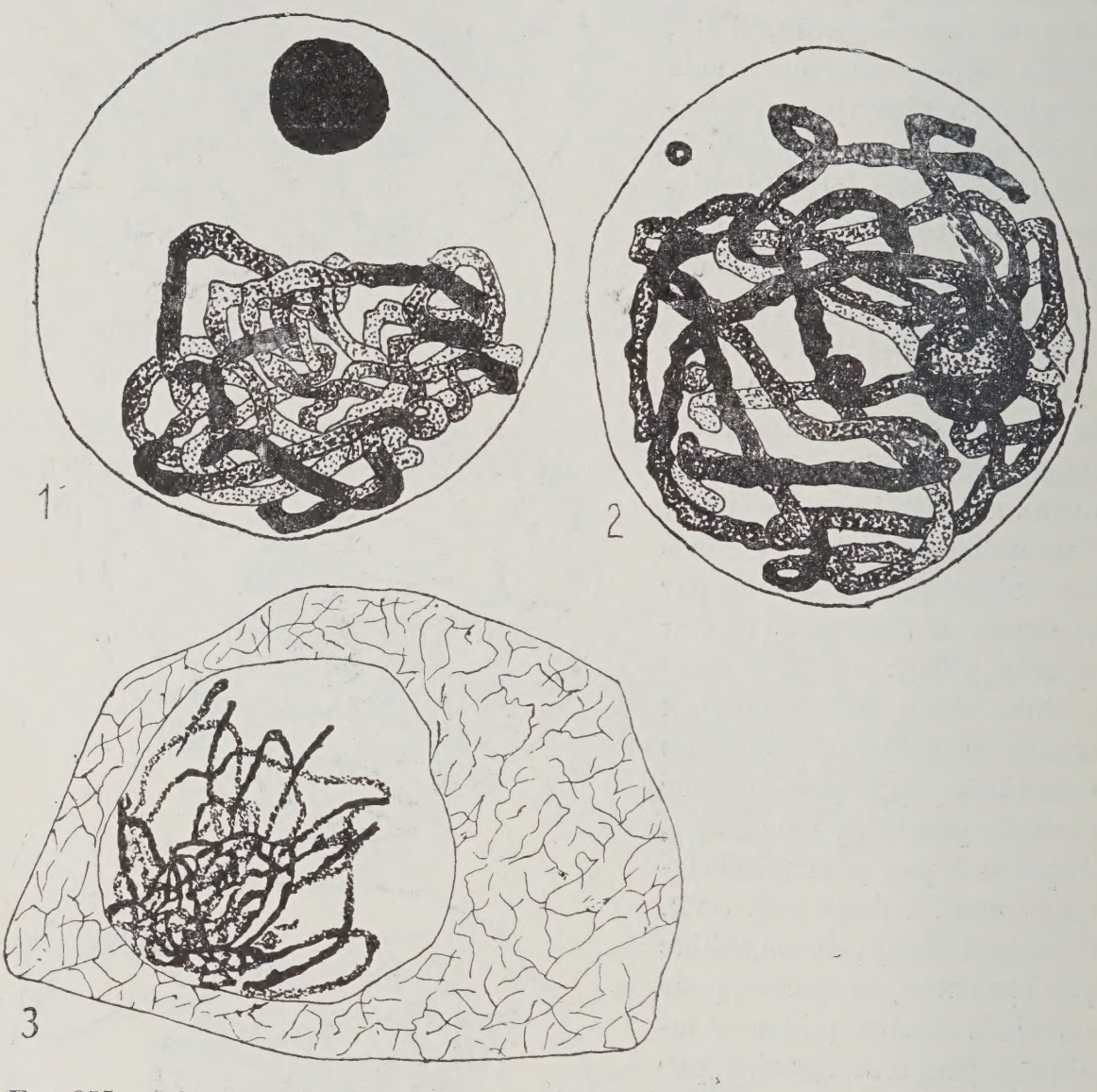


Fig. 355. — Stade pachytène. — 1 et 2, aspects du pachynema chez *Adoxa Moschatellina* ; en 1, début de relâchement du peloton synizésique représenté dans la fig. 358 (d'après Lagerberg, 1909). — 3, pachynema chez *Drosera rotundifolia* (d'après Berghs, 1905).

nom de *gamosomes*, s'accroissent et deviennent ainsi l'origine d'autant de filaments minces (fig. 354, *2*, *3*), parfois grossièrement parallèles (*Drosera*, Rosenberg ; *Dionaea*, Smith, 1929), et dont l'ensemble constitue alors un *zygonema* typique.

Le zygonema se transforme ensuite en un complexe de filaments *épais* et paraissant simples (fig. 355), complexe auquel on donne le nom de *pachynema* (Grégoire, 1907 ; παχυς = épais) ; c'est le stade *pachytène* (de Winiwarter, 1900), que l'on peut, avec Grégoire, considérer comme marquant sensiblement le milieu de la prophase hétérotypique.

On observe ensuite, de nouveau, des filaments doubles et ténus (fig. 356, *1*) ; mais, cette fois, les constituants de chaque boucle sont étroitement associés l'un à l'autre (fig. 356, *2*) ; ils sont mutuellement enlacés, « come serpenti in amore » (Della Valle) ; leur ensemble forme (1) un *strepsinema* (Grégoire ; στρεψις : action de tordre ; νημα = filament), aspect caractéristique du stade *strepsitène* (Dixon, 1900).

Puis les partenaires de chaque paire strepsitène deviennent plus courts,

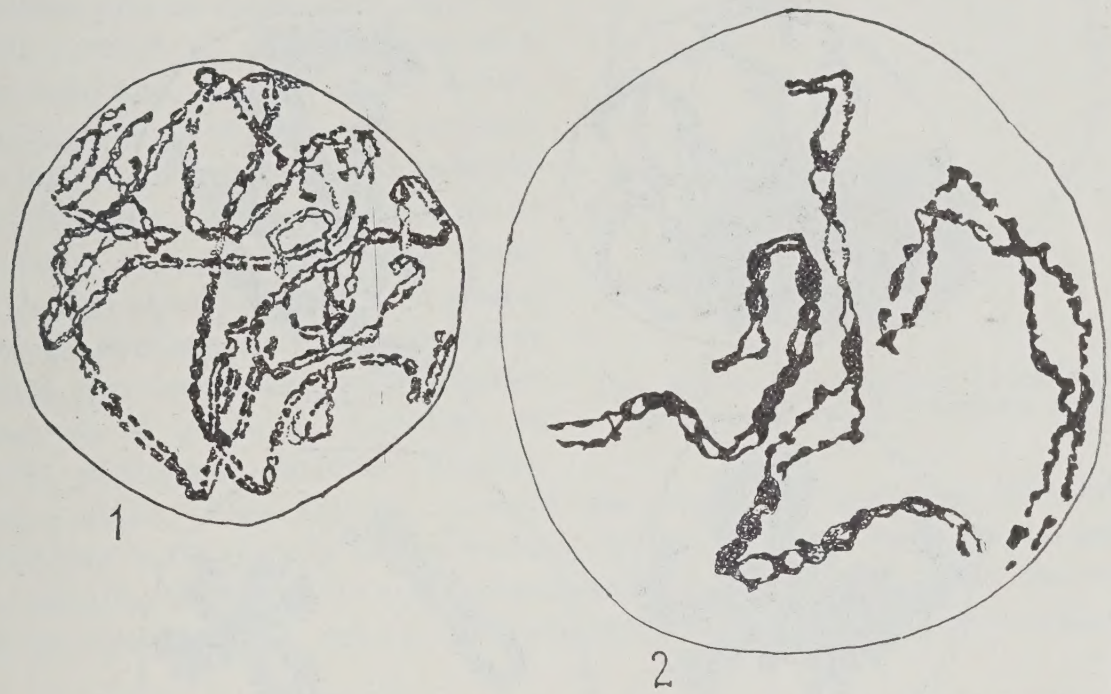


Fig. 356. — Formation du strepsinema chez *Lilium speciosum*. — 1, le pachynema se résoud en filaments doubles. — 2, suite du phénomène : filaments entrelacés, caractéristiques du stade strepsitène (d'après Grégoire, 1907).

plus épais, plus réguliers (fig. 357, *1*, *2*, *3*) ; le strepsinema se résoud ainsi en un certain nombre d'anses doubles nettement individualisées ; celles-ci, isolées désormais, apparaissent dispersées dans la cavité du noyau ; à ces couples formés de cordons courts, d'un calibre égal, tordus l'un autour de l'autre en deux ou trois tours de spire, on donne les noms de *diades* ou de *gemini* (fig. 357, *4*) et l'on appelle *diacinèse* (Haecker,1892), ce stade, par lequel s'achève la prophase hétérotypique. Il importe de remarquer que, dans une espèce donnée, les gemini sont toujours *en nombre égal à la moitié de celui des chromosomes qui apparaissent à chaque mitose somatique de la même espèce* ; d'autre part, dans les espèces dont les chromosomes sont de longueurs diverses (cf. p. 232), les gemini offrent, semble-t-il, les mêmes inégalités ; chez *Datura Stramonium*, par exemple (cf. p. 896), on observe des gemini très longs, longs, moyennement longs, moyennement courts, courts, très

1. On a parfois distingué, sous le nom de stade *diplotène* (de Winiwarter, 1900), un moment, intermédiaire entre les stades pachytène et strepsitène, caractérisé par la présence de boucles chromatiques doubles (διπλος = double), mais dont les moitiés ne seraient pas encore entrelacées. Il semble que, dans la plupart des cas, ce stade n'existe pas, ou, tout au moins, soit excessivement court. Pratiquement, le pachynema devient directement strepsinema.

courts. Il est donc évident que les couples diacinétiques *sont formés chacun de l'association de deux chromosomes* ; mais il faut bien remarquer que ces groupements *ne se produisent pas au hasard* : on sait (cf. p. 234, note 1) que le stock diploïde de toute espèce comporte toujours un nombre pair de chromosomes, et que, dans les plantes où existent des inégalités de longueur, les chromosomes d'une dimension donnée sont toujours aussi en nombre pair ; il est manifeste, par conséquent, *que s'associent exclusive-*

Fig. 357. — Phases successives de la formation des gemini diacinétiques (4) à partir du strepsinema (1) chez *Lilium speciosum* (d'après Grégoire, 1907).

ment des chromosomes de même type, fait surtout évident quand les chromosomes d'une même catégorie ou *chromosomes homologues*, au nombre de deux seulement, forment constamment, à la diacinèse, un couple nettement reconnaissable. Le stock diploïde de toute espèce apparaît donc comme étant formé de deux groupements haploïdes hétérogènes, mais présentant l'un et l'autre, la même composition et dont les éléments homologues ont entre eux des affinités spéciales qui deviennent manifestes à la prophase hétérotypique. Ces importantes notions seront confirmées et précisées par l'étude des faits de triploïdie et de tétraploïdie (cf. p. 898 et p. 902).

L'énumération de ces divers stades, qui se relient par tous les intermédiaires possibles, ne donne pas, à elle seule, une idée complète du cours normal de toute prophase hétérotypique. D'autres phénomènes, qu'il

faut maintenant décrire, se superposent, en effet, aux précédents : ce sont, essentiellement, deux contractions successives, le *synizesis*, puis la « *seconde contraction* », de l'ensemble chromatique du noyau.

Le synizesis. — A un moment variable de la première moitié de cette prophase, c'est-à-dire pendant les stades leptotène, ou zygotène, ou pachytène, suivant les espèces, toute la chromatine du noyau se contracte en un peloton plus ou moins serré (fig. 358), très souvent si dense qu'il retient les colorants, dans les coupes fixées, uniformément et avec une extrême avidité ; même quand il est possible de décolorer certaines parties de ce peloton, on n'y observe pas de structure bien définie ; on y voit des grains, ou des portions de filaments, noyés dans une masse confuse ; au pourtour de ce grumeau, toutefois, on peut distinguer quelques boucles, ou quelques fines travées, vestige des replis chromatiques effondrés. Pendant cette période de contraction, le *nucléole* peut être compris dans le peloton et s'y trouver entièrement caché (fig. 358) ; mais, plus souvent, il est nettement en dehors du grumeau chromatique, auquel le relient,

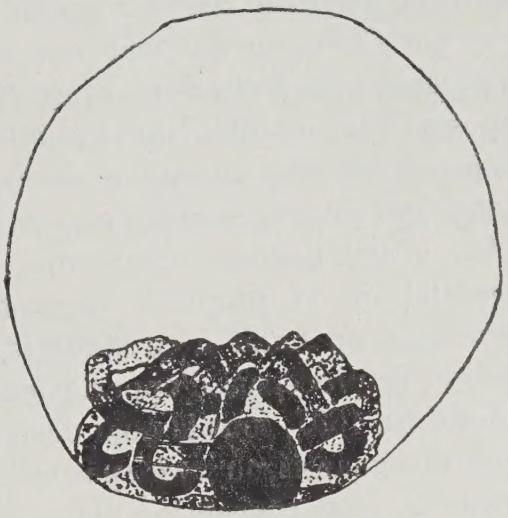


Fig. 358. — Synizesis chez *Adoxa Moschatellina* (d'après Lagerberg, 1909).

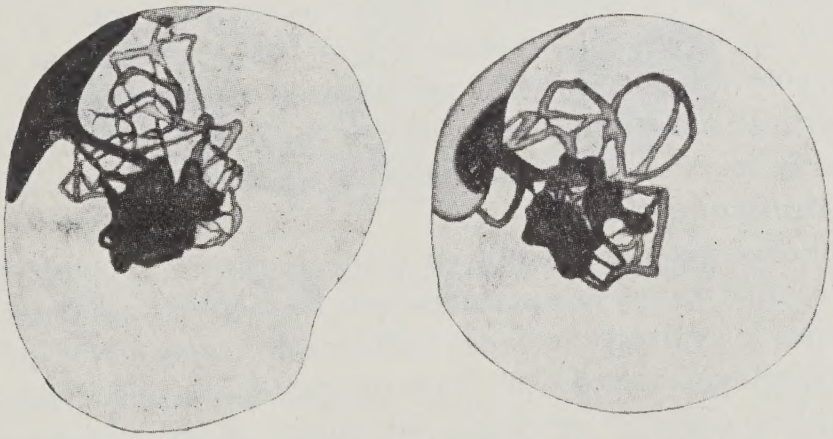


Fig. 359. — Deux aspects du synizesis chez *Oenothera franciscana sulfurea* ; le nucléole est aplati contre la périphérie du noyau et paraît se vider de sa substance chromophile au profit du complexe filamenteux (d'après Cleland, 1924).

toutefois, dans la plupart des cas, une ou plusieurs boucles filamenteuses ; il reste alors dans la cavité du noyau et conserve sa forme globuleuse (Ghimpu, *Acacia Farnesiana*), ou bien émigre en un point de la paroi nucléaire et s'y aplatit (fig. 359) jusqu'à devenir lenticulaire (Cleland, *Œnothera* ; Lenoir, *Fritillaria* ; Latter, *Lathyrus*) ; il peut advenir alors qu'il se creuse d'innombrables cavités, tandis que sa surface, tournée vers l'inté-

rieur du noyau, hérissée d'aspérités, paraît bourgeonnante (*Fritillaria*, *Lathyrus*). La plupart des auteurs qui ont décrit ces aspects, ajoutent que la substance nucléolaire paraît alors se répandre, par l'intermédiaire des boucles filamenteuses avec lesquelles elle se trouve en contact, sur toute la longueur des anses chromatiques pelotonnées ; les images dessinées par CLELAND donnent une idée particulièrement frappante de cette apparence (fig. 359), dont il est évidemment impossible de garantir qu'elle réponde à la réalité. Enfin, il est certain que, dans de nombreux cas au moins, le volume du noyau s'accroît alors assez considérablement : circonstance qui accuse encore l'aspect contracté de la chromatine.

On a cru, pendant longtemps, que ce stade représentait un moment essentiel de la prophase hérétotypique ; d'une manière exclusivement théorique, on fixait à ce stade le rapprochement par paires des chromosomes ; ce processus d'appariement chromosomique ayant été désigné par MOORE, en 1897, sous le nom de *synapsis*, on appelait ce stade du peloton : stade du synapsis, ou *stade synapsis*. On a, depuis longtemps, reconnu l'inexactitude de cette conception ; les images de boucles chromatiques géminées, caractéristiques des stades zygotène ou strepsitène, sont seules utilisables pour justifier la notion d'un synapsis, quelles que puissent être les modalités, dont on discutera plus loin, de ce phénomène ; mais la contraction de la chromatine, qui intéresse, tantôt le leptonema, tantôt le zygonema, tantôt le pachynema, ne paraît être, en aucune manière, liée à un synapsis quelconque ; d'ailleurs, TRÖNDLE signale (1911) que, chez *Spirogyra*, la contraction se produit séparément dans chacun des noyaux sexuels rapprochés, mais non encore fusionnés (on sait, que chez la Spirogyre, la méiose est immédiatement consécutive à la caryogamie : cf. p. 816). C'est pourquoi il est préférable, comme on le fait généralement aujourd'hui, d'adopter, pour désigner cet état spécial de la chromatine, un terme purement descriptif, ne préjugeant rien des modifications qui se produisent alors dans le noyau : le terme *synizesis* (de συνιζησις = affaissement), créé par MC CLUNG (1905).

De nombreux auteurs ont mis en doute la réalité du synizesis ; ils l'ont considéré comme un artifice provoqué par l'action des fixateurs. GUIGNARD n'observe pas le synizesis dans des anthères de *Najas major* qu'il considère comme correctement fixées et TAYLOR prétend avoir évité l'image du synizesis, chez *Gasteria verrucosa*, au moyen d'une fixation appropriée. Il semble que ce scepticisme soit difficilement acceptable. En effet, même en supposant que la figure de contraction soit artificielle, il s'agirait là d'un artifice si fréquent, si strictement coïncidant avec le début de la prophase hétérotypique, que sa signification devrait être recherchée. Pourquoi les fixateurs ne produisent-ils pas de synizezis dans les racines ou dans les tiges, alors qu'ils le font très généralement apparaître, chez les Animaux et les Végétaux, dans les cellules où commence une méiose ? Il importe donc d'élucider la signification de ce phénomène. Or, dans cet ordre d'idées, les documents sont trop insuffisants pour qu'il soit possible d'émettre une opinion précise. Il semble que le synizesis corresponde à un

moment de la prophase hétérotypique pendant lequel de profonds remaniements se produisent dans *le noyau*, accompagnés, peut-être, d'échanges avec le cytoplasma. En faveur de cette hypothèse, on peut ajouter aux faits déjà décrits (accroissement du volume nucléaire, contraction de la chromatine, aspects cavitaire et bourgeonnant du nucléole), les indices suivants.

Dans l'anthère des *Oenothera* (Cleland), dans celle des *Acacia* (Ghimpu), le peloton synizesique est régulièrement disposé au voisinage du pôle nucléaire le plus proche de la surface libre de la cellule-mère, c'est-à-dire, comme Cleland le remarque, à l'endroit le premier touché par le fixateur ;

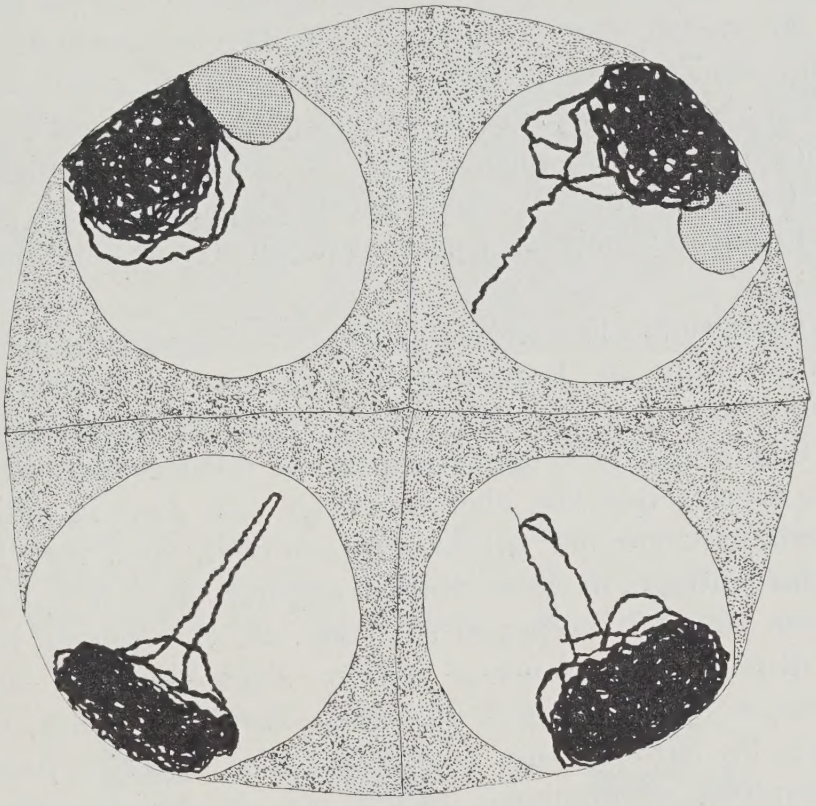


Fig. 360. — Quatre cellules-mères polliniques, au moment du synizezis, chez *Acacia Farnesiana* (d'après Ghimpu, 1930).

cet agencement, nettement marqué dans la fig. 360, est donc peut-être artificiel ; il n'est pas sans rappeler, toutefois, les dispositifs polarisés que l'on observe dans les cellules traversées par un courant de matières dissoutes (cf. p. 327) ; il pourrait être en rapport, soit avec un passage dans le cytoplasma, puis hors de la cellule, de substances élaborées dans le noyau, soit avec l'absorption, au niveau de la surface libre de la cellule, de substances provenant de l'assise nourricière.

Des indices d'échanges matériels entre la cellule et l'ambiance paraissent être encore indiqués par d'autres faits. De nombreux auteurs, étudiant les divisions réductrices dans les cellules-mères du pollen, ont signalé que le noyau expulse, dans le cytoplasme, au stade du peloton, une certaine quantité de matière chromatique. Miss Digby a observé ce fait chez *Galtonia*

candicans, *Primula Kewensis*, *Crepis taraxacifolia*, R. R. GATES chez *Oenothera gigas* et *Oe. biennis*, FRASER chez *Vicia Faba*, WEST et LECHMERE chez *Lilium candidum*, YASUI chez *Papaver orientale*, SINOTO chez *Iris japonica*, DE LITARDIÈRE chez *Podophyllum peltatum*, CHURCH chez diverses *Festuca*, WOODWORTH chez *Betula*, *Corylus* et *Alnus*. Le noyau au stade du peloton est souvent, alors, au contact de la paroi cellulaire, et les auteurs précités signalent que la chromatine expulsée traverse cette membrane pour émigrer dans la cellule-mère voisine, au cytoplasme de laquelle elle s'incorpore : c'est le phénomène auquel R. R. GATES a donné le nom de *cytomyxie* (1).

La « seconde contraction ». — Une seconde contraction des éléments chromatiques du noyau a été signalée, dans de très nombreux objets, dans la deuxième moitié de la prophase, vers la fin du stade pachytène (cf. fig. 372 et fig. 425, *3*). Cette contraction est fréquemment moins marquée que le synizesis ; souvent, même, elle est à peine appréciable : les boucles épaisses du pachynema se raccourcissent et paraissent se rétracter vers le centre du noyau ; mais elles perdent rarement leur individualité.

La métaphase de la mitose hétérotypique offre des aspects peut-être moins complexes que ceux de la prophase, encore que très caractéristiques. *La formation du fuseau* offre souvent, au cours de la formation des microspores des Phanérogames et des tétraspores de diverses Cryptogames (Hépatiques), des aspects que l'on chercherait en vain dans la mitose typique. De très nombreux auteurs ont observé, en effet, que, vers la fin de la prophase, un feutrage de fines fibrilles apparaît dans le cytoplasma, tout autour et au contact du noyau (fig. 361, B, C) ; quand la membrane nucléaire disparaît, ce feutrage paraît s'accroître aux dépens de la caryolymphe, et constitue alors une masse fibrillaire étoilée, dans laquelle sont plongés les chromosomes (fig. 361, D, E) ; puis ce *fuseau multipolaire* se simplifie, se régularise peu à peu et devient ainsi un fuseau bipolaire d'aspect banal (fig. 361, F, G, H). Toutefois, selon DEVISÉ, qui a repris, récemment (1914, 1922), l'étude de ces phénomènes chez *Larix europaea*, les images de feutrage fibrilleux seraient artificielles et dues à une fixation défectueuse de chondriocontes accumulés à la périphérie du noyau ; le fuseau serait exclusivement formé à partir de la caryolymphe, comme dans la mitose typique, et bipolaire dès le début.

Quoi qu'il en soit, lorsque le fuseau est définitivement constitué, les gemini se groupent à son équateur. Or, *les dispositions qu'offrent alors ces chromosomes accouplés* méritent d'être examinées en détail.

1. La cytomyxie a été diversement interprétée. Miss DIGBY, GATES, WEST et LECHMERE, insistent sur le caractère normal du matériel étudié et sur l'excellence des fixations ; pour WEST et LECHMERE, ce phénomène manifesterait l'excrétion, par le noyau, de produits de déchet, à un moment où le métabolisme de cet organe subit de profonds changements. Pour FRASER, YASUI, DE LITARDIÈRE, la cytomyxie serait, au contraire, un processus pathologique. Normal ou pathologique, ce phénomène, exclusivement constaté au moment du peloton, révèle que le noyau est alors, vis-à-vis du cytoplasme, dans des conditions spéciales.

Quand ces chromosomes sont très longs, ils sont souvent, enroulés l'un autour de l'autre, en un ou deux tours de spire au maximum (fig. 362). Plus fréquemment, surtout quand les chromosomes ne sont pas très longs,

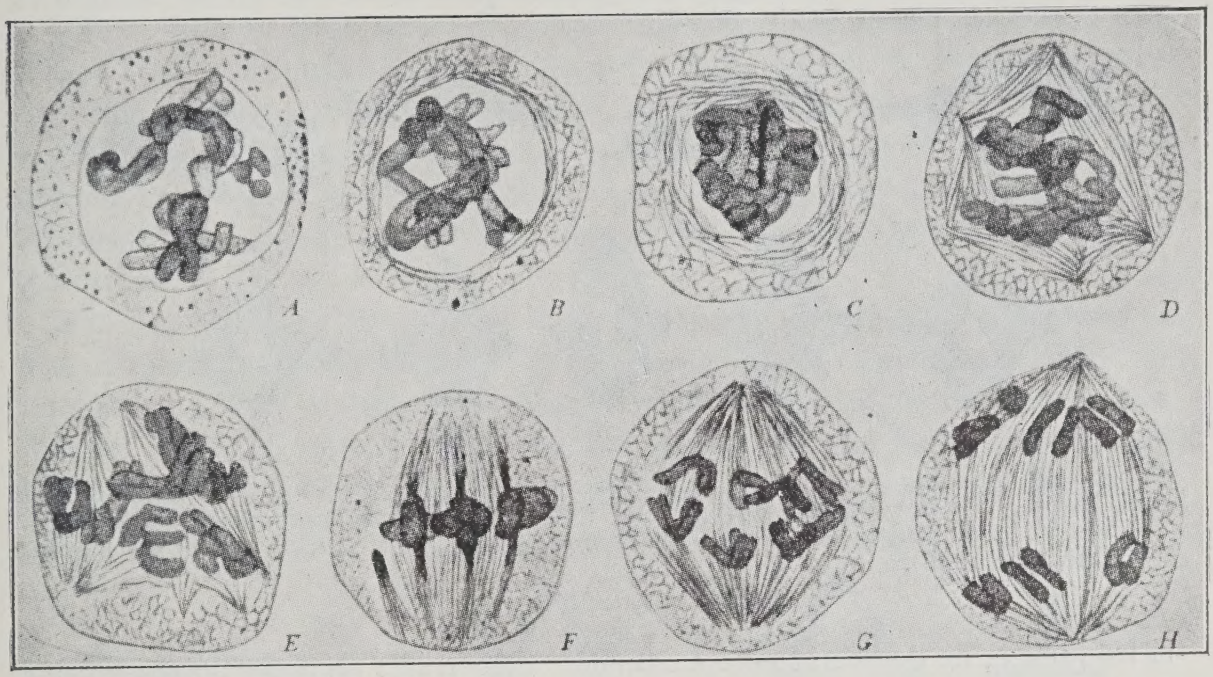


FIG. 361. — Fin de la prophase (A à D), métaphase (E, F) et anaphase (G, H) lors de la première mitose réductrice dans l'anthère d'*Allium tricoccum*. Explication dans le texte (d'après Mlle NOTHNAGEL, 1916).

ils ne forment, l'un autour de l'autre, qu'un demi-tour de spire : c'est-à-dire qu'ils se présentent comme deux cordons arqués tournant leur concavité l'un vers l'autre, et s'entrecroisant en des points situés un peu

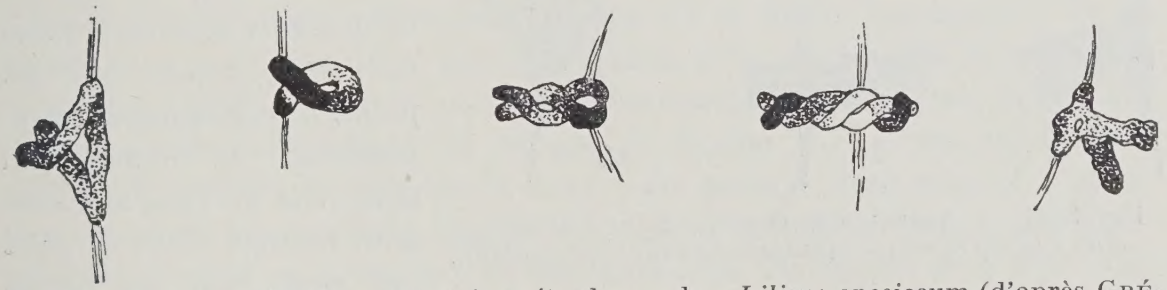


FIG. 362. — Aspect des gemini, à la métaphase, chez *Lilium speciosum* (d'après GRÉGOIRE, 1907).

en deçà de leurs extrémités. Dans tous les cas, ces couples se disposent transversalement à l'équateur du fuseau.

Les anciens cytologistes enseignaient généralement qu'alors, dans chaque paire, l'un et l'autre chromosome s'attachent, en un de leurs points, soit à leur extrémité, soit, plus généralement, en leur milieu, à une fibre fusoriale ; puis, par des tractions en sens contraire se produisant au niveau de ces attaches, les chromosomes associés sont séparés et entraînés vers les pôles opposés : c'est le phénomène de la *dissociation dicentrique*. Les cytologistes modernes ont analysé d'une manière plus approfondie les images correspondant à ce stade et ont ainsi pu reconnaître que, dans de

nombreux cas au moins, cette dissociation présente des caractères plus complexes et dont la signification paraît être très importante.

On doit notamment à Chodat une étude précise de ces phénomènes chez *Allium ursinum* ; les gemini diacinétiques ont ici la forme, simple et

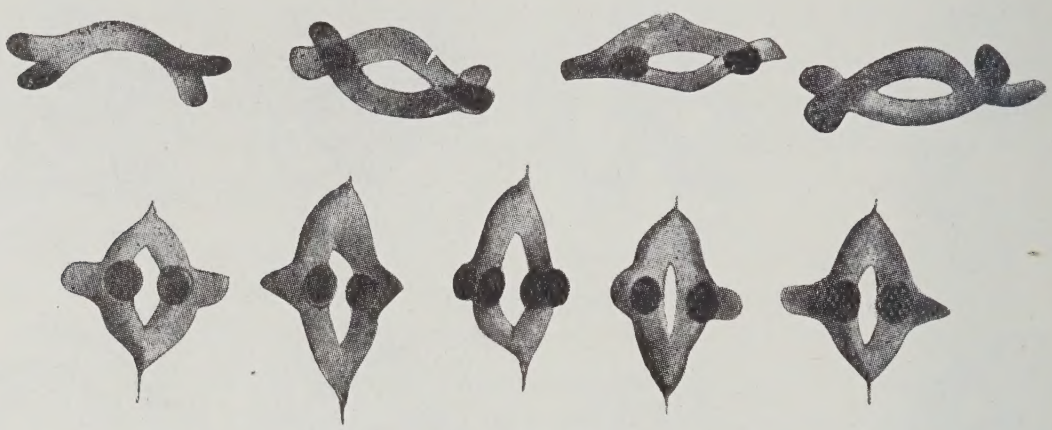


Fig. 363. — Divers aspects des gemini, à deux moments successifs (rangée supérieure, puis rangée inférieure) de la métaphase, chez *Allium ursinum* (d'après Chodat, 1925).

si fréquente, de deux bâtonnets courbes entrecroisés en deux points voisins de leurs extrémités (fig. 363, rangée supérieure) ; ce couple se dispose transversalement à l'équateur du fuseau et les deux chromosomes qui le constituent s'y trouvent soumis, en leur milieu, à des tractions de sens contraire (1) ; sous cette double action, les gemini changent de forme ; dans chacun d'eux, les parties médianes s'écartent l'une de l'autre, tandis que les points de croisement se rapprochent ; la diade prend ainsi, vue de face, la forme d'un losange dont le petit axe passe par les points de croisement, au niveau desquels subsistent les bouts libres des chromosomes associés (fig. 363, rangée inférieure) ; ces points de croisement *sont donc fixes* ; or — et c'est là une notion essentielle — cette fixité est due au fait que *les chromosomes se sont antérieurement soudés au niveau de leurs points de contact.* Des figures losangiques analogues à celles décrites par Chodat chez *Allium ursinum*, avaient été auparavant observées par de nombreux auteurs, par Strasburger chez *Lilium Martagon* (fig. 364, *3*), par Bonnevie chez *Amphiuma*, par Davis chez *Stenobothrus*, etc... ; il semble

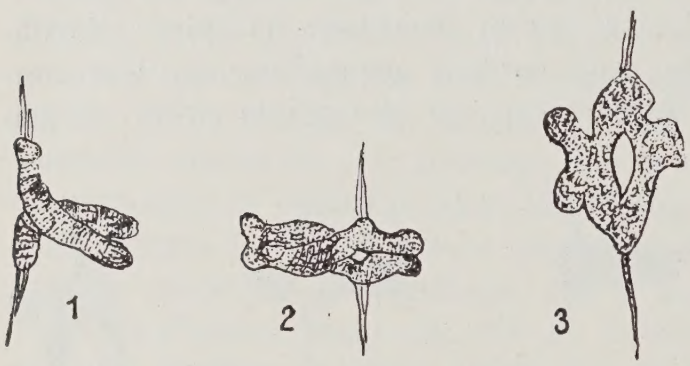


Fig. 364. — Aspect des gemini, à la métaphase, chez *Lilium Martagon* (d'après Strasburger, 1900).

1. On sait, qu'il est au moins très douteux que le fuseau soit constitué de fibrilles (cf. p. 213) ; il est donc probable que les images d'insertion fibrillaire, signalées par les anciens cytologistes et, *a fortiori*, le rôle qu'ils attribuaient à ces fibrilles dans la dissociation des gemini ne sauraient plus être admis sans d'expresses réserves.

donc que telle soit, souvent, l'évolution normale, au cours de la métaphase, du couple diacinétique si fréquent formé de deux chromosomes courbes entrecroisés. Que la plupart des ces figures losangiques comportent une soudure des deux chromosomes associés n'est pas moins vraisemblable (fig. 364, *3*).

D'une manière assez générale, les chromosomes diacinétiques, quelle que soit la forme des gemini, paraissent donc être soudés en leurs points de contact, soudure qui, d'ailleurs, a pu s'établir à des stades précoces de la prophase hétérotypique, entre filaments chromatiques appariés, mais non encore définitivement modelés. Chaque couple chromosomique représenterait ainsi une *unité* nouvelle ; il constituerait un *bivalent* ou un *disome* (Chodat).

Les disomes losangiques, insérés à l'équateur du fuseau, ne tardent pas à se couper transversalement, en deux moitiés apparemment semblables, au niveau de la petite diagonale. Voici comment se déroule ce phénomène, d'après Chodat, chez *Allium ursinum*. Au niveau des points de soudure du bivalent, les bouts libres des chromosomes primitifs s'infléchissent

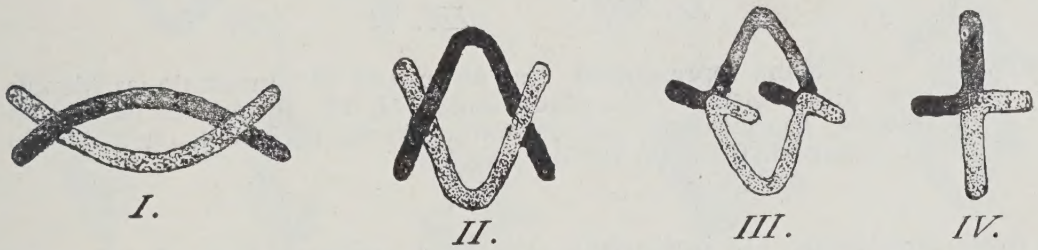


Fig. 365. — Schéma représentant les dispositifs chromosomiques, depuis la diacinèse (I) jusqu'à la constitution de staurosomes (III, IV), chez *Allium ursinum* (inspiré de Chodat, 1925).

jusqu'à devenir perpendiculaires au plan de la figure losangique ; vu de profil, chaque disome offre, par conséquent, à ce moment, la forme d'une croix (fig. 365, IV) : d'où le nom de *staurosomes* (σταυρος = croix), que leur réserve Chodat. Une ligne de clivage se dessine alors, d'une extrémité à l'autre de chacun des bras de la croix ; elle partage donc ceux-ci, c'est-à-dire les bouts libres, situés dans le prolongement l'un de l'autre, des chromosomes soudés, en deux moitiés longitudinales. Le disome se trouve ainsi coupé transversalement ; mais il faut bien remarquer que chacune des moitiés ainsi séparées ne répond plus ni à l'un, ni à l'autre des deux chromosomes qui s'étaient liés ; chacune de ces moitiés représente un des chromosomes primitifs emportant avec lui, à l'une et à l'autre de ses extrémités, une moitié d'un bout de son partenaire prophasique, du chromosome qui lui était uni au stade du strepsinema. C'est ce qu'indique nettement le diagramme représenté dans la fig. 366. Une telle interprétation est évidemment encore hypothétique ; mais elle rend compte d'images souvent observées et constitue un des meilleurs exemples des nombreuses explications de même type proposées depuis que Janssens eut, pour la première fois (1909), signalé l'existence probable d'échanges matériels entre chromosomes lors de la mitose hétérotypique. Janssens lui-même défendit bril-

lamment ses interprétations (théorie de la *chiasmatypie*) dans deux mémoires fondamentaux (1909, 1924) consacrés à des objets animaux. Après lui, Robertson (1921), Gelei (1921), sur des objets animaux, Gates et Rees (1921), Newton (1927), Newton et Darlington (1927), Babcock et Clausen (1925), Clausen (1929) sur des objets végétaux, signalèrent, à leur tour, des possibilités d'échanges entre chromosomes et tentèrent, toujours avec ingéniosité, de les interpréter. Ces explications ont, comme celles de Chodat, un caractère évidemment hypothétique. Mais le fait de soudures entre chromosomes d'une même diade, soudures conduisant à la réalisation de chromosomes d'une constitution nouvelle, paraît maintenant incontestable, quelles que puissent être, d'ailleurs, dan les détails, les moda-

Fig. 366. — Schéma représentant les dispositifs chromosomiques, depuis le clivage métaphasique des staurosomes (I, II), jusqu'à la fissuration longitudinale, anaphasique, des chromosomes-fils (III, IV), chez *Allium ursinum* (inspiré de Chodat, 1925).

lités de ce processus. On indiquera plus tard quelques-unes des conséquences génétiques probables de cet important phénomène.

L'anaphase hétérotypique est marquée par la séparation des moitiés de bivalents et leur ascension vers les pôles respectifs. Ces moitiés, du fait même de la forme très fréquemment losangique des disomes, offrent fort souvent l'aspect de V dont les pointes sont dirigées vers les pôles ; elles sont évidemment deux fois moins nombreuses que les éléments qui évoluent sur le fuseau, au même instant de la mitose typique : *la réduction numérique, préparée à la prophase, est faite.* A peine ces chromosomes, en nombre réduit et de type nouveau, se sont-ils séparés, qu'une ligne de clivage très nette apparaît brusquement, dans la plupart des cas, d'une extrémité à l'autre de chacun d'eux, et les partage (fig. 361, G et fig. 367) en moitiés longitudinales semblables (1). Mais cette similitude, dans de

1. Ce clivage anaphasique est un des caractères les plus remarquables de la mitose hétérotypique ; il n'est cependant pas absolument constant. Dans quelques objets, le clivage a lieu *plus tard* : il se produit, ainsi qu'on le dira plus loin, lors du stade de repos très court qui sépare les deux mitoses réductrices (cf. p. 368). Dans d'autres objets, le clivage a lieu *plus tôt* : il se produit dès la prophase hétérotypique et chacun des gemini est alors formé de l'association de deux chromosomes déjà clivés ; à ces bivalents constitués par des chromosomes fissurés, on donne le nom de *tétrades*. Les tétrades ont été observées surtout chez des Animaux ; leurs dispositions, très diverses, ont été minutieusement analysées par de nombreux cytologistes, et l'on trouvera de ces faits un exposé complet dans le Traité de Wilson. Il semble que, chez les Végétaux, ce clivage très précoce soit beaucoup moins fréquemment réalisé ; les descriptions de tétrades chez des Végétaux ont été contestées (cf. Sakamura, Chambers et Sand Sharp, 1926) et, en fait, paraissent, dans certains cas, très insuffisamment

nombreux cas au moins, n'est qu'apparente. Ainsi, chez *Allium ursinum*, les nouveaux chromosomes résultant de la dissociation du disome seraient, d'après CHODAT, hérétogènes : chacune de leurs extrémités se révèle comme bifide, faite de deux parties séparées répondant, l'une et l'autre, à un demi-bout des chromosomes primitifs ; or, si l'un de ces demi-bouts a bien toujours appartenu à l'ensemble du nouveau chromosome, le demi-bout voisin est un fragment d'un autre chromosome ; la ligne de clivage qui passe entre ces deux demi-bouts sépare donc deux moitiés différant l'une de l'autre par la constitution de leurs extrémités (fig 366).

A la télophase, enfin, les chromosomes, groupés aux pôles, se tassent en un amas plus ou moins serré ; lorsqu'ils ne sont pas trop nombreux, ils restent nettement distincts, encore que réunis par quelques anastomoses et, dans certains cas, ils présentent un agencement défini ; chez les Oeno-

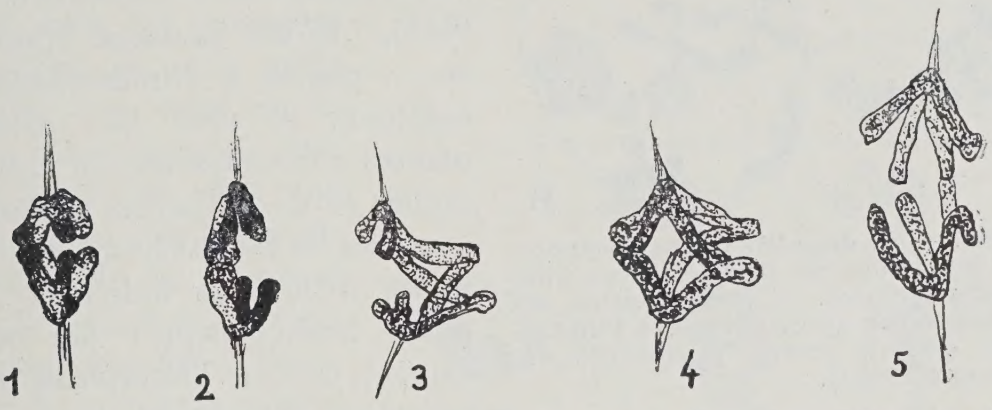


FIG. 367. — Division longitudinale anaphasique. — 1 et 2, chez *Lilium speciosum*, (d'après GRÉGOIRE, 1899). — 3, 4 et 5, chez *Lilium Martagon* (d'après STRASBURGER, 1900).

thères, par exemple, les sept chromosomes (2 n = 14 dans les diverses espèces du genre *Oenothera*) paraissent être régulièrement disposés comme l'indique la fig. 368, A : six chromosomes forment couronne autour du septième, auquel ils sont reliés par de fins tractus.

L'interphase (intercinèse) et la deuxième division méiotique.

La télophase de la première mitose réductrice est suivie, dans le Règne végétal par un stade de repos, le plus souvent de courte durée, suffisamment caractérisé, toutefois, par la formation d'une membrane délimitant deux noyaux-fils. Mais il importe de noter que ce n'est là qu'un cas particulier :

établies : l'interprétation de BAGCHEE, par exemple, d'après lequel des tétrades existeraient chez *Pustularia bolarioides*, n'est appuyée sur aucune base sérieuse. Toutefois, pour des motifs théoriques, et notamment, parce qu'il est difficile de concevoir que le clivage anaphasique, en raison de la rapidité avec lequel il s'achève, soit autre chose que la manifestation d'un clivage antérieurement effectué, mais jusqu'alors demeuré invisible, certains auteurs admettent que les tétrades existent chez les Végétaux comme chez les Animaux ; elles seraient seulement mieux reconnaissables chez ceux-ci que chez ceux-là.

dans le Règne animal, il est extrêmement fréquent que la division homéotypique suive *immédiatement* la mitose hétérotypique, sans aucun stade de repos, même très court ; chez *Ascaris*, chez de nombreux Annélides, Mollusques ou Insectes, les chromosomes, à peine arrivés aux pôles de la première cinèse, sont pris dans de nouveux fuseaux, à l'équateur desquels ils se disposent ; la télophase hétérotypique est continuée, sans intermédiaires, par la métaphase homéotypique.

Chez beaucoup d'autres Animaux et chez d'assez nombreux Végétaux, une membrane apparaît autour des chromosomes groupés aux pôles de la première cinèse ; mais, au sein des noyaux-fils ainsi délimités, noyaux dont les dimensions ne tardent pas à s'accroître et dans lesquels se forment *de novo* des nucléoles, les chromosomes ne perdent pas leur individualité ; c'est le cas, par exemple, chez *Trillium* (Atkinson), chez *Podophyllum* (Mottier), *Allium ursinum* (Chodat), etc..., plantes à chromosomes filamenteux, et chez les *Oenothera*, plantes à chromosomes en forme de grains ou de bâtonnets ; il semble que, chez les Oenothères, les chromosomes demeurent indivis à l'anaphase hétérotypique : par contre, ils sont, pendant l'interphase, manifestement clivés longitudinalement ; leurs moitiés se séparent alors l'une de l'autre, sauf en leur milieu, où elles s'accrochent : d'où les images de croix de Malte caractéristiques de l'interphase chez ces plantes et indiquées dans la fig. 368 B (1).

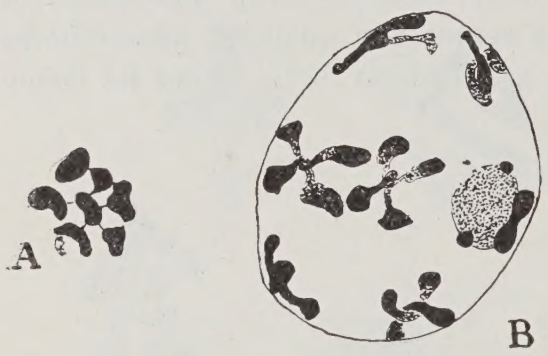


Fig. 368. — A, disposition des chromosomes à la télophase chez *Oenothera franciscana sulfurea*. — B, disposition des chromosomes après clivage, à l'intercinèse, chez la même plante (d'après Cleland, 1924).

Enfin, chez de nombreux Animaux et chez la plupart des Végétaux, l'intercinèse est moins courte ; les chromosomes contractent alors entre eux de nombreuses anastomoses ; ils s'alvéolisent et se confondent ainsi en un ensemble plus ou moins régulièrement réticulé (2).

Même dans ce dernier cas, *la seconde mitose réductrice* ne tarde pas à s'annoncer. Les anastomoses reliant les chromosomes restés individualisés ou les travées alvéolées disparaissent, et celles-ci, par des processus prophasiques de type banal, reconstituent des chromosomes. Dans tous les cas, ce noyau renferme, dès le début de cette seconde mitose, des chromosomes clivés longitudinalement. Ces derniers se disposent en plaque équatoriale

1. Les mêmes images de « croix de Malte » ont été observées, à ce stade, chez certains Animaux et notamment chez l'Annélide *Tomopteris* (Schreiner).

2. Chodat a observé, à la fin de la phrophase hétérotypique, chez *Allium ursinum*, un curieux phénomène déjà signalé à la télophase des mitoses somatiques de certains Animaux : chaque chromosome, en s'alvéolisant, se transforme lui-même en une vésicule, sorte de noyau quiescent élémentaire, appelé *caryomérite* ; puis les caryomérites se fusionnent de proche en proche pour constituer le noyau-fils. Certains auteurs ont attribué une importance considérable à ce phénomène : ils y voient, en effet une manifestation particulièrement nette de l'individualité des chromosomes (cf. p. ex. : Wenrich, 1916).

et, à l'anaphase, leurs moitiés se séparent et montent vers les pôles. La télophase n'offre pas de caractères particuliers et les quatre noyaux résultant de cette division des deux noyaux issus de la caryocinèse hétérotypique se constituent simultanément. Cette mitose, second et dernier acte de la méiose, ne présente que ce seul caractère original : la fissuration des chromosomes, ayant eu lieu à l'anaphase précédente ou, au plus tard, pendant l'intercinèse, n'a plus à se produire, ni à la prophase, ni à la métaphase. Mais ce n'est là qu'une variation d'ordre chronologique,et la seconde caryocinèse réductrice est, en apparence, très analogue à une caryocinèse typique banale ; on lui réserve le nom de mitose *homéotypique* (ὅμοιος = semblable).

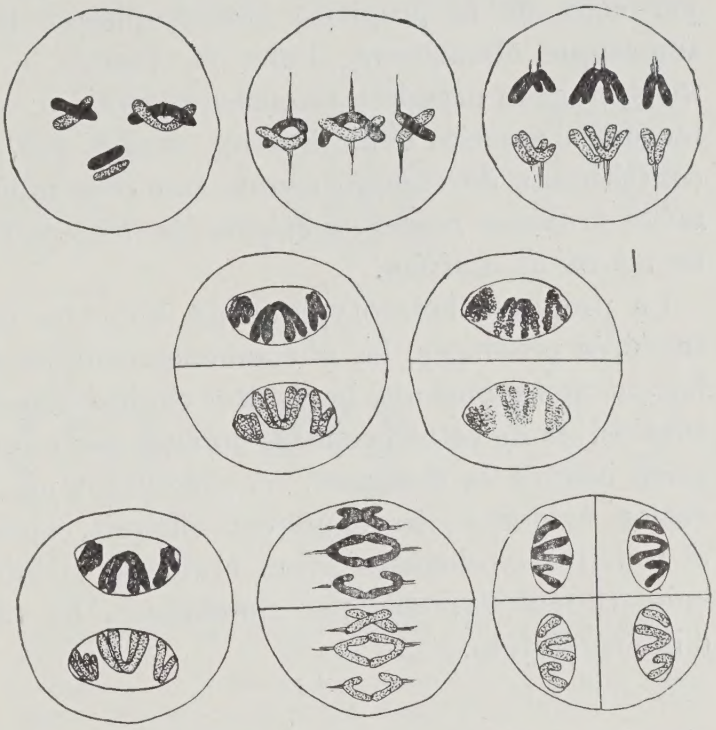


Fig. 369. — Schéma des mitoses hétéro- et homéotypiques (d'après Grégoire, 1910).

La mitose homéotypique n'en joue sans doute pas moins, dans les processus de méiose, un rôle aussi essentiel que celui de la mitose hétérotypique: c'est grâce à elle, en effet, que les chromosomes hétérogènes, issus de la prophase et de la métaphase hétérotypiques, puis clivés à l'anaphase de la même mitose, sont dissociés chacun en deux moitiés dissemblables, dont chacune échoit à un noyau différent. Dès maintenant, la méiose se révèle donc comme n'ayant pas seulement un résultat *quantitatif*, la réduction de moitié du nombre des chromosomes, mais encore un résultat *qualitatif*, la création de chromosomes d'un type nouveau et leur répartition dans des noyaux différents dont chacun possède ainsi une constitution qui lui est propre.

Le schéma ci-dessus (fig. 369), dû à Grégoire, résume le cycle des deux mitoses réductrices (cycle hétéro-homéotypique).

* * *

Le caractère essentiel des mitoses réductrices, en même temps que les différences qui les séparent des mitoses typiques, apparaissent, dès maintenant, d'une manière extrêmement nette. Toute méiose est, avant tout, caractérisée par la formation de gemini, c'est-à-dire par l'appariement des chromosomes homologues, appariement suivi d'une liaison plus ou

moins intime, pouvant aller jusqu'à la fusion partielle, des constituants des couples. La réduction numérique — acte d'ordre *quantitatif* — ainsi amorcée et qu'achève la dissociation dicentrique intervenant à la métaphase, est, dans de nombreux cas au moins, accompagnée d'un acte d'ordre *qualitatif* : le remaniement opéré dans la constitution de chaque chromosome par les échanges matériels entre les constituants des bivalents, remaniement amorcé par les phénomènes de soudure si souvent réalisés chez ces éléments et rendu définitif, par la séparation des chromosomes de type nouveau, lors de la seconde mitose réductrice. Ces divisions méiotiques diffèrent des divisions typiques par de nombreux caractères, mais surtout par ceux de la prophase hétérotypique : les prophases hétérotypique et somatique aboutissent, l'une et l'autre, à la constitution de couples ; mais, dans la première prophase réductrice, ces couples sont faits de chromosomes associés deux à deux, tandis que, dans la prophase typique, les constituants de chaque couple sont des moitiés de chromosomes. *La première prophase réductrice effectue un travail d'union, la prophase somatique un travail de division.*

La prophase hétérotypique est donc un stade essentiel de la méiose ; sa durée prolongée, les phénomènes complexes qui la composent, le manifestent non moins que le résultat capital auquel elle aboutit. Or, les images successives de cette prophase, images par lesquelles on est, peu à peu, acheminé jusqu'à la diacinèse, ne présentent pas, par elles-mêmes, une signification évidente ; les expliquer offrirait, cependant, un très grand intérêt et tous les cytologistes ayant étudié la méiose se sont engagés dans cette voie. Il faut exposer, par conséquent, les résultats de ce grand travail d'interprétation.

LES DISCUSSIONS RELATIVES A LA PROPHASE HÉTÉROTYPIQUE

A la fin de la prophase hétérotypique, les chromosomes homologues se trouvent groupés par paires ; à quel moment de la prophase, et par quel mécanisme, s'est effectué ce groupement, ce *synapsis* ? En d'autres termes, comment interpréter les processus caractéristiques des premiers stades de la prophase hétérotypique ? C'est autour de cette question que s'est institué l'essentiel du débat. Deux théories, soutenues chacune par de nombreux cytologistes, s'opposent l'une à l'autre ; on les exposera successivement.

La théorie du parasynapsis.

La théorie du parasynapsis a été édifiée, dès 1900, par DE WINIWARTER, à la suite de ses recherches sur la division réductrice chez les Mammifères ; en 1904, GRÉGOIRE et son élève BERGHS l'ont appliquée à l'étude de la méiose chez les Liliacées (*Lilium*, *Allium*) et chez *Osmunda* ; en 1905, STRASBURGER, à son tour, se ralliait à cette interprétation. Depuis, la

théorie du parasynapsis a été grandement précisée et défendue par les nombreux travaux de GRÉGOIRE et de ses élèves BERGHS (*Drosera*, *Helleborus*, 1905), MARTINS MANO (*Funkia*, 1909), DE LITARDIÈRE (*Polypodium* 1912), par STRASBURGER et son Ecole : MIYAKE (*Lilium*, *Funkia*, *Iris*, *Allium*, *Tradescantia* et *Galtonia*, 1905), TISCHLER (*Ribes*, 1906 ; *Musa*, 1910), J. B. OVERTON (*Thalictrum*, 1905 ; *Calycanthus* et *Richardia*, 1909), C. E. ALLEN (*Lilium* et *Coleochaete*, 1905), par ROSENBERG (*Drosera*, 1905 ; *Hieracium*, 1907 ; *Crepis* et autres Composées, 1908, 1909) et son élève LUNDEGÅRDH (*Calendula*, *Achillea*, *Anthemis*, *Matricaria*, *Trollius*, 1909), par LAGERBERG (*Adoxa*, 1909), STOMPS (*Spinacia*, 1910), Mlle BONNEVIE (*Allium*, 1911), FRISENDAHL (*Myricaria*, 1912), BALLY (*Triticum*, *Aegilops*, 1912), KUWADA (*Oryza*, 1910), YAMANOUCHI (*Polysiphonia*, 1906 ; *Nephrodium*, 1908 ; *Osmunda*, 1910), NICOLOSI-RONCATI (*Dammara*, *Kniphofia*, *Helleborus*, 1913), FRANCK (*Saccharum* et *Helleborus*, 1911), LAWSON (*Smilacina*, *Kniphofia*, *Aloë*, 1912), ARMAND (*Lobelia*, 1913), SAKAMURA (*Vicia*, 1912), Mme MOREAU (Urédinales, 1914), SCHWEMMLE, HÅKANSSON, (*Epilobium*, 1924), Mlle I. ALLEN (*Matthiola*, 1924), R. CHODAT (*Gymnadenia*, 1925, *Allium*, 1926). La théorie du parasynapsis a donc été appliquée à la méiose de Végétaux dispersés dans les groupes systématiques les plus divers.

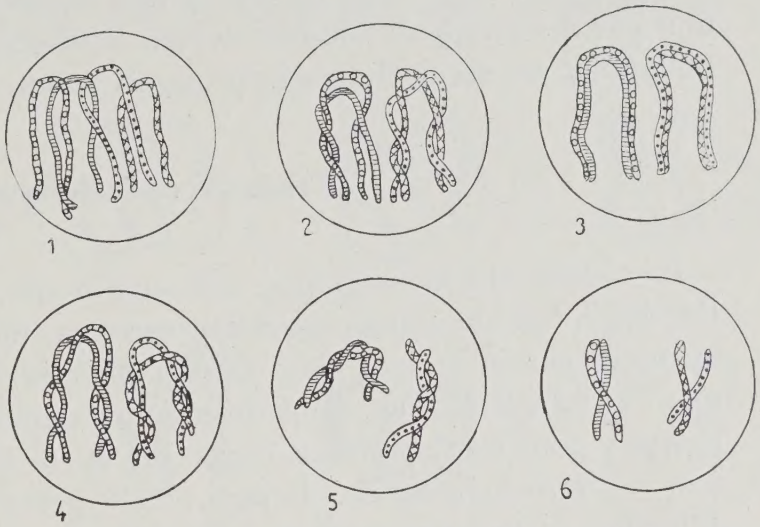


FIG. 370. — Schéma représentant l'*interprétation parasyndétique* des divers stades de la prophase hétérotypique. — 1. Stade leptotène. — 2. Stade zygotène. — 3. Stade pachytène. — 4. Stade strepsitène (début). — 5. Stade strepsitène (fin). — 6. Diacinèse (d'après GRÉGOIRE, 1910).

D'après cette théorie (fig. 370), les filaments leptotènes représentent les chromosomes, encore incomplètement achevés et très grêles, mais déjà individualisés ; les images de parallélisme caractéristiques du zygonema ont une signification essentielle ; elles indiquent que les filaments leptotènes *se sont rapprochés latéralement* de manière à former des couples, tendent à s'unir par *parasynapsis* (J. B. FARMER, 1912) ou par *parasyndèse* (HAECKER, 1907) (1). C'est dans cette notion d'un *accouplement latéral*, intervenant dès le début de la prophase, d'anses chromatiques individualisées, et correspondant chacune à un chromosome, que réside le caractère essentiel de la théorie du parasynapsis. Le pachynema est diversement expliqué par les adeptes de la théorie du parasynapsis. Pour le plus grand nombre d'entre eux, dans chaque cordon pachytène, les deux chromosomes sont étroitement accolés, mais conservent leur individualité (fig. 370, *3*) et, au strepsinema, se

1. (παρα = côte à côte ; — συναψις ou συνδησις = accouplement).

retrouvent tels qu'ils étaient primitivement. Mais, pour quelques autres (de Winiwarter et Sainmont, Tischler, *Musa*, 1910 ; Bonnevie, *Allium*, 1911), cette interprétation paraît difficilement acceptable ; ils remarquent, en effet, qu'il est invraisemblable qu'un rapprochement aussi intime fût dépourvu de signification et ne laissât aucune trace ; aussi admettent-ils que le pachynema correspond à la *fusion intégrale* des chromosomes préalablement rapprochés ; chaque anse pachytène, résultant de la fusion de deux chromosomes, serait ainsi un *myxochromosome* (de Winiwarter, 1900), et la formation des paires strepsitènes résulterait d'un véritable phénomène de clivage. Il est difficile de se prononcer pour l'une ou pour l'autre de ces explications ; il ne faut pas oublier, toutefois, que les gemini diacinétiques sont, dans un très grand nombre de cas, formés d'éléments unis par des points de soudure et rien n'interdit d'admettre que ces fusions remontent au stade du pachynema ou même à un stade antérieur.

La théorie du métasynapsis.

La théorie du métasynapsis est, sans doute, antérieure à la précédente. Dès 1897, Schaffner en esquissait certains traits caractéristiques dans son mémoire sur la méiose chez *Lilium philadelphicum* ; mais c'est en 1903 que Farmer et Moore, pour divers objets animaux et végétaux, et Montgomery pour les Batraciens, exposèrent pour la première fois cette théorie sous sa forme intégrale. Depuis, l'interprétation métasynaptique a été défendue, et la parasynaptique combattue, par un grand nombre de cytologistes : par Farmer et Moore (*Lilium*, *Osmunda*, *Psilotum* et *Aneura*, 1905), par Farmer et Shove (*Tradescantia*, 1905), par Farmer et Digby (*Galtonia*, 1910), par Schaffner (*Lilium*, 1906 ; *Agave*, 1909), Mottier (*Allium*, *Podophyllum*, *Tradescantia*, 1905-1907 ; *Lilium*, 1909 ; *Acer* et *Staphylea*, 1914), et son élève Woolery (*Smilacina*, 1915), Mlle Digby (*Galtonia*, 1910 ; *Primula*, 1912 ; *Crepis*, 1914 ; *Osmunda*, 1919), Carruthers (*Helvella*, 1911), Beer (*Doronicum*, *Tragopogon* et autres Composées, 1912 ; *Equisetum*, 1913), Mlle Nothnagel (*Allium*, 1916), Carano (*Erigeron*, 1920), O'Neal (*Datura*, 1920), Osawa (*Morus*, 1920), Gates et Rees (*Lactuca*, 1921), Darling (*Acer*, 1923), Santos (*Elodea*, 1923-1924), Sinoto (*Rumex*, 1924), Sugiura (*Tropœolum*, *Polygonum*, 1925), Sarbadhikari (*Osmunda*, *Doodia*, 1924), Bagchee (*Pustularia*, 1925), Latter (*Lathyrus*, 1926).

Les partisans de la théorie du métasynapsis (fig. 371) soutiennent que le début de la prophase hétérotypique n'est marqué par aucun phénomène de synapsis ; il se forme à ce moment, d'après eux, à partir du réseau de l'état quiescent, un long filament chromatique, un *spirème*, dont les multiples boucles s'embrouillent dans la cavité nucléaire. Les aspects de parallélisme, auxquels les adeptes du parasynapsis attachent une si grande importance sont parfois niés, par les partisans du métasynapsis ; cependant, comme ces dispositifs sont, dans la plupart des cas, difficilement niables, on préfère

plus souvent, en reconnaissant leur réalité, les considérer comme fortuits ; autrefois, de nombreux cytologistes de cette Ecole (cf. p. ex. FARMER, 1912 ; Mlle DIGBY, 1912) admettaient que, lors de toutes les mitoses somatiques, les chromosomes étaient clivés vers la fin de l'anaphase ou pendant la télophase ; ils restaient ainsi fissurés durant la période de repos et réapparaissaient tels à la prophase suivante (cf. pp. 219-220) ; aussi considéraient-ils les images du zygonema comme ne répondant qu'à cette résurgence des clivages intervenus à la dernière télophase préméiotique.

Le spirème ainsi formé, en s'épaississant, devient le pachynema, puis subit un clivage longitudinal (fig. 371, *4*) : le strepsinema est réalisé. Mais la fissuration va bientôt paraître oblitérée et les anses chromatiques, apparemment simples (fig. 371, *5*), présentent alors la *seconde contraction* (cf. p. 800), stade auquel les partisans du parasynapsis attachent une importance essentielle. Ils admettent, en effet, que la seconde contraction manifeste un *repliement* du spirème, auparavant déroulé sans ordre, en un certain nombre d'anses, plus ou moins régulières, rayonnant approximativement autour du centre du noyau (fig. 372) ; le pachynema devient alors, suivant le terme créé par R. R. GATES, un *brochonema* (βροχος = anse, boucle). Puis, ces boucles s'isolent par des coupures transversales du filament, survenant aux points où elles se relient l'une à l'autre. Chaque boucle subit alors une torsion, de sorte que ses deux branches se trouvent ainsi plus ou moins étroitement enlacées ; en même temps, une cassure se produit vers son sommet et les deux branches entrelacées n'ont plus, désormais, aucun contact à leurs extrémités. Ces branches entrelacées sont des chromosomes ; ceux-ci deviennent plus courts et plus épais : la diacinèse est réalisée. Il est donc évident, d'après les images des stades antérieurs, que les chromosomes étaient unis *en file*, *bout-à-bout*, dans le spirème (et non associés latéralement !) ; ils se sont ensuite *repliés l'un sur l'autre*, de manière à former des couples, puis se sont séparés au niveau de leurs extrémités. C'est à cette union des chromosomes bout à bout, en un spirème continu, que l'on donne le nom de *métasynapsis* ou *métasyndèse* (μετα = à l'extrémité). Enfin, la fissuration longitudinale présentée par les anses pachytènes, puis apparemment oblitérée, sera de nouveau visible, à l'anaphase au plus tard, dans chaque chromosome ; pour les partisans du métasy-

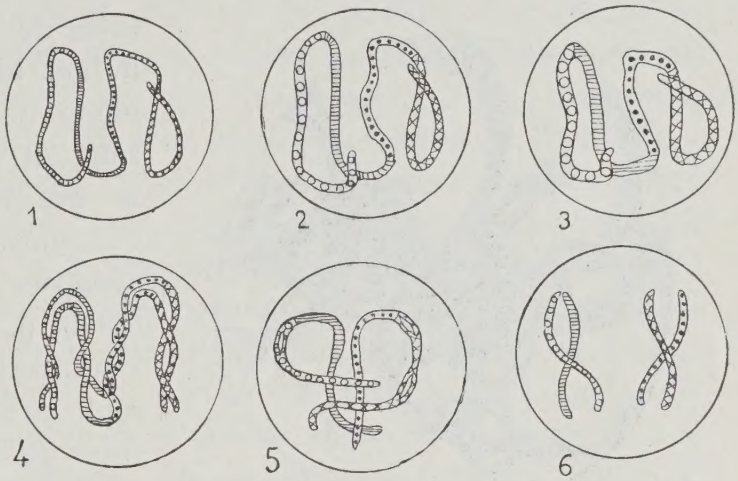


FIG. 371. — Schéma représentant l'*interprétation métasyndétique* des divers stades de la prophase hétérotypique. — 1. Stade leptotène. — 2, 3. Stade pachytène. — 4. Stade strepsitène. — 5. Seconde contraction. — 6. Diacinèse (d'après GRÉGOIRE, 1910).

napsis, le dédoublement anaphasique n'est, en effet, que la conséquence du clivage effectué au stade strepsitène.

Entre ces deux grandes théories (1) : parasynapsis et métasynapsis, est-il possible de prendre parti ?

En faveur du parasynapsis, les images du zygonema, dont la réalité paraît, dans un grand nombre de cas, d'autant plus incontestable qu'elle a été reconnue même par les adeptes du métasynapsis, est un puissant argument. Car il n'est plus possible d'admettre, comme le faisait FARMER, que ce sont les vestiges d'un clivage survenu à la télophase préméiotique, clivage que l'on sait, maintenant, toujours inexistant. La théorie du métasynapsis ne peut donc plus rendre compte de ces dispositifs zygotènes.

En faveur du métasynapsis, l'argument dont on a le plus souvent usé est l'existence d'un repliement du spirème, repliement traduit par le phénomène de la « seconde contraction ». Mais il faut bien reconnaître que ce phénomène ne présente, ni la constance, ni souvent, quand il existe, la netteté et la brusquerie à laquelle on devrait s'attendre dans l'hypothèse du métasynapsis ; si, comme le note GRÉGOIRE (1910, p. 315), les boucles chromatiques « subissaient, à un moment donné, un repliement en deux, on devrait constater qu'en ce moment, la longueur des anses subit une réduction *brusque* de moitié. Or, en mesurant les anses aux stades successifs, ROSENBERG (1909) constate que leur longueur diminue graduellement jusqu'au moment de la diacinèse ». D'ailleurs, l'étude très attentive des images se rapportant aux stades de la prophase hétérotypique postérieurs au pachynema révèle bien, comme l'a montré GRÉGOIRE pour de nombreux objets (1910), un raccourcissement des filaments chromatiques, nullement un phénomène de repli.

FIG. 372. — Image correspondant, pour MOTTIER (1907), au « repliement » du spirème (stade du « brochonema »).

Les partisans du métasynapsis ont encore invoqué, à l'appui de leur théorie, les curieux processus caractéristiques de la prophase hétérotypique des *Oenothera* : chez ces plantes, les chromosomes se disposent à ce moment, *bout à bout*, de manière à former une ou plusieurs chaînes comprenant un nombre toujours pair d'éléments (cf. p. 936 et suiv.) ; puis ces chaînes se disloquent en un certain nombre de couples dont les deux partenaires se

1. D'autres théories, beaucoup moins importantes, et plus ou moins vite abandonnées, ont été, en effet, proposées pour expliquer la prophase hétérotypique ; quelques cytologistes, par exemple, FICK (1907), MEVES (1908) et, d'une autre manière, mais avec beaucoup moins de vigueur, VON SCHUSTOW (1913) et SUESSENGUTH (1921), se sont efforcés de prouver que la prophase hétérotypique présente exactement les mêmes caractères qu'une prophase somatique banale, et n'en diffère que par le résultat. Ces conceptions n'ont plus qu'un intérêt historique.

replient l'un sur l'autre et ainsi constituent les gemini diacinétiques. Or, on sait aujourd'hui (cf. p. 944) que ces dispositifs prophasiques, apparemment si conformes à la théorie du métasynapsis, sont, en réalité, conditionnés par la nature hybride des espèces d'Oenothères dans lesquelles ils se trouvent réalisés, et manifestent, en réalité, l'absence de tout synapsis entre des chromosomes dépourvus d'affinités réciproques.

La théorie du métasynapsis paraît donc, d'une manière générale, être dépourvue de bases solides ; il semble, au contraire, que la théorie du parasynapsis soit l'expression de faits bien établis. Mais une conclusion plus catégorique ne peut guère être émise dans l'état actuel de la science. Il n'est pas sûr,en effet, que le métasynapsis ne soit pas réalisé dans quelques cas particuliers ; Mrs Gwynne-Vaughan admet (1914) que, lors de la prophase réductrice de *Vicia Faba*, les deux modes de synapsis : l'appariement latéral et l'agencement bout à bout, peuvent se produire l'un et l'autre dans les mêmes noyaux ; d'autre part, il semble bien que, chez certaines Composées étudiées par Beer (*Doronicum*, *Tragopogon*, *Crepis*, *Anthemis*, *Calendula*, *Matricaria*), Carano (*Erigeron glabellus*), Gates et Rees (*Lactuca*), il n'existe pas de zygonema, ce qui permet de croire à la possibilité d'un métasynapsis. On admettra donc que, si le parasynapsis est le mode de réduction le plus sûrement et le plus fréquemment réalisé, l'éventualité du métasynapsis n'est pas exclue dans certains cas. C'est, d'ailleurs, une conclusion analogue qu'a soutenue Gates en 1911 et en 1924 ; ce savant insiste en outre, et à très juste titre, sur ce fait que les deux modes de synapsis conduisent à un résultat exactement identique et essentiel : la formation des bivalents diacinétiques. Relativement secondaire, par conséquent, est l'importance des interprétations proposées pour expliquer les images par lesquelles se manifestent les stades antérieurs.

L'ALTERNANCE DES GÉNÉRATIONS

La notion d'alternance de générations a été conçue, pour la première fois, par Hofmeister, en 1851 ; à la suite de recherches sur le développement des Mousses et des Fougères, ce savant à conclu que le cycle vital de ces Végétaux comprend deux phases successives et régulièrement alternantes : un *gamétophyte*, c'est-à-dire un appareil végétatif portant des organes sexuels ou gamètes, et, engendré par le gamétophyte, un *sporophyte* portant des spores ; les spores produites par le sporophyte engendrent de nouveaux gamétophytes.

En 1874, Sachs étend cette conception aux Thallophytes : chez les *Mucor*, par exemple, il distingue le sporophyte ou appareil sporifère, issu de l'œuf, et le gamétophyte, ensemble de filaments mycéliens issus d'une spore et produisant les gamètes.

Enfin, en 1890, Celakovsky précise grandement la notion d'alternance

de générations en établissant une distinction entre le type d'alternance qu'il qualifie d'*homologue* et l'autre type, qu'il qualifie d'*antithétique*. Dans l'*alternance homologue*, le phénomène sexuel sépare deux phases homologues, c'est-à-dire deux gamétophytes : chez les Spirogyres, par exemple, l'œuf donne directement naissance à un appareil végétatif qui portera des gamètes ; les gamétophytes (CELAKOVSKY les appelle *protophytes*) se succèdent sans interposition d'un appareil sporogène, c'est-à-dire d'un sporophyte. D'une manière générale, l'alternance homologue est réalisée chez les Végétaux inférieurs (Algues et Champignons inférieurs). Dans l'*alternance antithétique*, au contraire, à chaque gamétophyte succède un *sporophyte* (CELAKOVSKY emploie le terme *antiphyte*) générateur de spores ; chaque spore reproduit un gamétophyte : c'est le cas des Algues et des Champignons les plus élevés en organisation (Rhodophycées, Eumycètes), des Mousses et des Fougères, en général de tous les Végétaux supérieurs. Avec HOFMEISTER, SACHS et CELAKOVSKY, la notion d'alternance de générations, exclusivement basée sur les phénomènes les plus apparents de la sexualité et de la sporulation, reste *d'ordre morphologique*. Elle est encore envisagée à ce point de vue par quelques savants modernes, notamment par OLTMANNS. Mais ceux-ci sont l'exception. Depuis 1894, en effet, année en laquelle STRASBURGER, se basant sur les travaux de GUIGNARD, (Angiospermes, Gymnospermes) d'OVERTON (Ptéridophytes et Bryophytes), de KLEBAHN et de CHMIELEWSKY (Conjuguées), enfin sur les siens propres (Phanérogames), montra que le nombre des chromosomes, doublé à chaque fécondation, subit ensuite, chez tous les Végétaux, une réduction de moitié, la notion d'alternance de générations fut envisagée d'un point de vue tout différent : *du point de vue cytologique*. Le sporophyte apparut aussitôt comme la phase du cycle vital caractérisée par des noyaux à 2 *n* chromosomes (diploïdes), le gamétophyte comme la phase caractérisée par des noyaux à *n* chromosomes (haploïdes) ; celui-ci est une *haplophase*, celui-là une *diplophase* (VUILLEMIN 1907). Chez les Végétaux inférieurs (Conjuguées), la réduction chromatique a lieu dans le zygote même, immédiatement après la fécondation : c'est pourquoi, chez ces plantes, les gamétophytes se succèdent, comme l'avait dit CELAKOVSKY, sans interposition d'un sporophyte (alternance homologue). Chez les Végétaux supérieurs, la réduction chromatique, qui se produit dans les sporanges, est séparée de la fécondation par un appareil végétatif plus ou moins important à 2 *n* chromosomes, c'est-à-dire par le sporophyte : entre chaque gamétophyte est intercalé un sporophyte ; c'est l'alternance antithétique aperçue par CELAKOVSKY. Les spores produites par les sporanges dans lesquels s'effectue la réduction chromatique sont donc au carrefour du sporophyte et du gamétophyte : c'est pourquoi, pour les distinguer des spores banales, agents de multiplication asexuée nullement en relation avec les divisions réductrices (conidies, etc ..), VAN TIEGHEM leur a donné le nom de *diodes* (δι = deux ; ὁδος = route) et créé le nom de *diodanges* pour les organes dans lesquels elles se forment ; nous garderons à celles-là le nom de *tétraspores*, à ceux-ci le nom de *tétrasporanges*, termes plus employés aujourd'hui

et qui rappellent heureusement le phénomène méiotique avec ses deux divisions successives produisant, à partir d'une cellule-mère, quatre cellules à noyau réduit. On décrira, dans les pages suivantes, les phénomènes d'alternance de générations, telles que permettent de les définir les nombreuses recherches cytologiques poursuivies, depuis 1894, dans l'ensemble du Règne végétal. De cette description se dégagera, comme de la description des gamètes, la notion d'orthogenèses remarquables. Chez les Thallophytes inférieurs, en effet (type Conjuguées), les gamétophytes se succèdent sans interposition de sporophytes : toutes les cellules végétatives ont donc un noyau haploïde ; l'œuf seul est diploïde ; de tels êtres sont dits *haplobiontiques* ; puis, chez des Thallophytes moins primitifs, la méiose est quelque peu retardée, et l'on assiste à l'apparition d'un très court sporophyte. A mesure que l'on envisage, dans chaque grand groupe, des Végétaux plus élevés en organisation, on assiste à une augmentation progressive du sporophyte aux dépens du gamétophyte. Finalement, dans les termes les plus élevés de certaines lignées phylogenétiques, les divisions réductrices précèdent immédiatement la fécondation : les sporophytes se succèdent sans interposition des gamétophytes ; toutes les cellules végétatives ont donc un noyau diploïde ; les gamètes, seuls, sont haploïdes ; de tels êtres sont dits *diplobiontiques*. Les Végétaux strictement diplobiontiques sont exceptionnels ; tous les Animaux, par contre, présentent ce mode très évolué d'alternance de générations, et ce caractère est même, chez eux, si constant et si exclusif qu'il faut le considérer comme une des marques distinctives les plus nettes du Règne animal.

On étudiera d'abord, dans ce Chapitre, les Thallophytes haplobiontiques ; ensuite on montrera comment, dans les grands groupes du Règne végétal, le sporophyte apparaît, puis se développe, soit brusquement, soit graduellement, aux dépens du gamétophyte.

LES THALLOPHYTES HAPLOBIONTIQUES

Chez ces êtres, la réduction chromatique se produit dans l'œuf même, à partir du noyau de fusion. Ici, l'œuf est donc, et jusqu'au moment de la méiose seulement, la seule cellule diploïde de l'organisme. A vrai dire, l'attribution à beaucoup de plantes de ce type très primitif d'alternance est encore d'ordre conjectural ; en effet, la méiose, dont la constatation est indispensable pour permettre de déterminer le moment où finit la diplophase et où commence l'haplophase, n'a été observée que dans un très petit nombre de cas ; le plus souvent, on a seulement constaté que le noyau de l'œuf subit deux mitoses successives ; et l'on a conclu de cette constitution rapide de quatre noyaux au caractère méiotique des mitoses dont ils dérivent. Enfin, des comparaisons précises entre plantes dont le cycle vital est bien établi au point de vue cytologique et d'autres présentant le même cycle, mais n'ayant pu être étudiées cytologiquement, ont permis d'étendre

à ces dernières, avec une grande vraisemblance, les conclusions tirées de l'étude des premières. Dans cet exposé, on envisagera successivement trois cas connus avec certitude, c'est-à-dire dans lesquels la méiose a été directement constatée ; autour de chacun d'eux on groupera, s'il y a lieu, les cas encore conjecturaux qui s'y rattachent.

L'alternance de générations chez les Zygnémacées et les Algues vertes présentant vraisemblablement le même cycle.

La méiose a été observée directement chez certaines Zygnémacées. Les descriptions les moins douteuses sont dues à Kurssanow (1911) et se rapportent à deux espèces du genre *Zygnema* (*Z. stellinum* et *Z. cruciatum*). Kurssanow a observé que, 30 à 40 jours après la caryogamie, le noyau de fusion subit, à l'intérieur du zygote, deux mitoses se succédant sans stade

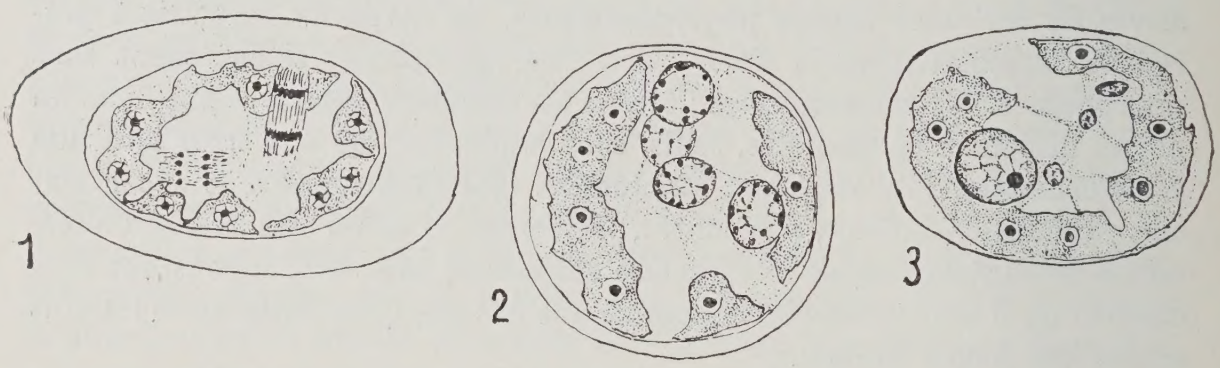


Fig. 373. — Evolution nucléaire dans l'œuf de *Spirogyra calospora*. — 1, Les deux mitoses homéotypiques en voie d'achèvement. — 2. Les quatre noyaux réduits résultant de la méiose du noyau de fusion. — 3. Trois de ces noyaux sont en voie de dégénérescence ; un seul d'entre eux subsiste et devient plus volumineux (d'après Tröndle, 1911).

de repos intermédiaire. La prophase de la première mitose présente certains caractères de la prophase hétérotypique, notamment l'agencement de la chromatine en anses polarisées dans une région périphérique du noyau (synizesis) ; 25 à 28 chromosomes sont formés, d'une manière que l'auteur n'a pu préciser, par ces filaments synizesiques ; puis, à la suite de processus inconnus, 12 à 14 corps chromosomiques seulement s'insèrent à l'équateur du fuseau ; chaque pôle reçoit le même nombre d'éléments. Or, ce nombre est le même que celui des chromosomes lors des mitoses typiques des cellules végétatives (14 chromosomes, Kurssanow ; 12 chromosomes, P. A. Dangeard). Presque simultanément (1911), Tröndle décrit des faits très analogues chez *Spirogyra* (fig. 373). On peut donc admettre maintenant que, chez toutes ces Zygnémacées, le noyau de fusion subit, dans l'œuf, deux mitoses successives ; au cours de la première prophase, les chromosomes apparaissent deux fois plus nombreux que dans les cellules végétatives ; puis leur nombre est ensuite, et d'une manière définitive, réduit de moitié. Il semble donc que le caractère méiotique de ces deux cinèses

successives du noyau de fusion soit, par ces observations, directement établi. Des quatre noyaux ainsi formés, trois sont régulièrement résorbés dans le cytoplasme (fig. 373, *3*) ; du quatrième, qui subsiste, dérivent tous les noyaux du nouvel individu.

Il en est de même dans le groupe de Desmidiacées, chez lesquelles le noyau de fusion de l'œuf subit toujours, au moment de la germination, deux mitoses successives, mitoses dont le caractère méiotique a été bien établi par les recherches de KLEBAHN sur *Closterium* et *Cosmarium* (1891), de KAUFMANN chez *Cylindrocistys* (1914) et, surtout, de POTTHOFF sur *Hyalotheca dessiliens* (1927).

Enfin, sont encore très vraisemblablement haplobiontiques toutes les Chlorophycées chez lesquelles la germination de l'œuf est accompagnée de deux divisions successives du noyau de fusion, avec dégénérescence de trois des quatre noyaux ou cellules ainsi formés : telles sont les Volvocales (*Chlamydomonas* : P.-A. DANGEARD, GOROSCHANKINE, PASCHER, et même des Volvocales très évoluées, telles que *Volvox* : W. ZIMMERMANN, 1921, *Gonium*, *Eudorina* et *Pandorina* : SCHREIBER, 1925), les *Coleochaete* (ALLEN, 1905) et sans doute un très grand nombre d'Algues inférieures dont les caractères cytologiques n'ont jamais été étudiés.

L'alternance de générations chez les Rhodophycées Bangiales et Némaliacées.

Le carpogone fécondé de toutes les Rhodophycées produit immédiatement le *gonimoblaste*, appareil multiplicateur essentiellement constitué par un ensemble plus ou moins considérable de spores, appelées *carpospores*. SCHMITZ et OLTMANNS interprétaient cet appareil en admettant qu'il constitue un sporogone comparable à celui des Bryophytes. Les arguments d'ordre cytologique manquaient à cette interprétation ; WOLFE a cru pouvoir les apporter à la suite de recherches sur *Nemalion multifidum* : d'après cet auteur, les nombres chromosomiques seraient, en effet, de huit dans l'appareil végétatif et de seize dans le gominoblaste de cette Algue ; de plus, dans les gominoblastes arrivant à complet développement et sur le point de se désagréger en carpospores, WOLFE aperçoit des mitoses d'allure anormale qu'il considère comme méiotiques ; le gominoblaste serait donc un sporophyte. DAVIS soutient la même théorie, mais pense que la réduction chromatique intervient vraisemblablement lors de la germination des carpospores.

Cette vieille interprétation n'est, depuis longtemps, plus admissible. Il est maintenant certain que toutes les Rhodophycées ne présentent pas le même type d'alternance de générations : les Némaliacées et, sans doute, les Bangiales d'une part, toutes les autres Rhodophycées, d'autre part, se comportent, à ce point de vue, d'une manière absolument différente. Cette conclusion s'est, pour la première fois, irrécusablement dégagée des recherches de SVEDELIUS sur une Némaliacée, *Scinaia furcellata* (1915).

L'appareil végétatif et les cellules sexuelles de cette Algue, avant la fécondation, possèdent 10 chromosomes. Après la fécondation, le noyau

de fusion, relativement volumineux, émigre du carpogone dans une cellule auxiliaire, où il ne tarde pas à se diviser. Or, la prophase de cette première mitose est très nettement hétérotypique : la chromatine, d'abord à l'état de grains, se dispose en travées filamenteuses ; puis le volume du noyau s'accroît considérablement (son diamètre est doublé) et l'on observe alors, à son intérieur, *dix gemini* tout à fait caractéristiques (fig. 374). Les deux noyaux-fils résultant de cette première mitose se divisent ensuite chacun une fois, par une caryocinèse de type banal (mitose homéotypique). L'un des noyaux de la tétrade ainsi formée passe dans la première cellule du gonimoblaste ; les trois autres noyaux demeurent sur place où ils finiront

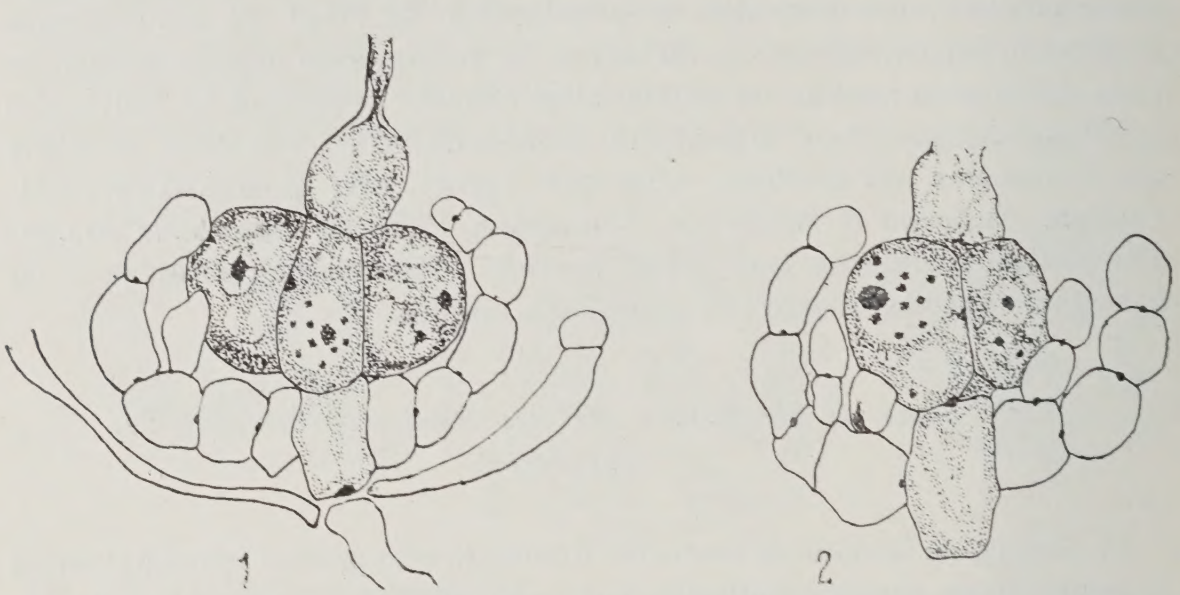


FIG. 374. — Diacinèse (fin de la prophase hétérotypique) dans le noyau de fusion de l'œuf de *Scinaia furcellata*. Le noyau en diacinèse est situé dans une cellule auxiliaire, sous le carpogone où a eu lieu la fécondation. — 1. Dans le noyau en diacinèse on compte un nucléole et neuf gemini. — 2. Les dix gemini sont visibles, en même temps que le nucléole, dans le noyau en diacinèse (d'après SVEDELIUS, 1915).

sans doute par être résorbés. Il résulte de ces observations que la réduction chromatique a lieu, chez *Scinaia furcellata*, immédiatement après la fécondation ; un seul noyau diploïde, celui de l'œuf fécondé, existe au cours de tout le cycle vital ; cette Algue est haplobiontique.

KYLIN, puis CLELAND, ayant repris l'étude cytologique de *Nemalion multifidum* arrivèrent, l'un et l'autre, à conclure que, chez cette Algue aussi, la méiose a lieu immédiatement après la fécondation, contrairement aux assertions antérieures de WOLFE. Il en est de même chez *Batrachospernum moniliforme*, d'après KYLIN. On a été ainsi conduit à généraliser à toutes les Némaliacées, qui forment un groupe très homogène au point de vue des phénomènes de reproduction, les résultats obtenus par l'étude de *Scinaia*, *Nemalion* et *Batrachospermum* : toutes les Algues de ce groupe sont actuellement considérées comme étant haplobiontiques (1). La même conclusion

1. Une exception, toutefois, est possible : la Némaliacée *Liagora tetrasporifera* Boergesen, paraît former un gominoblaste diploïde : la méiose interviendrait seulement au moment de la dislocation du gonimoblaste en carpospores et celles-ci seraient les premières cellules haploïdes. Avec ces *carpotétraspores*, cette espèce constituerait donc un intermédiaire entre les Némaliacées et les autres Rhodophycées.

paraît pouvoir être étendue, comme l'ont proposé Lotsy, Kylin et Kniep, à toutes les Bangiales, bien que la méiose n'ait jamais été observée chez ces Algues, en raison, sans doute, de la petitesse de leurs noyaux : du point de vue des processus d'alternance de génération, en effet, il semble que ces Rhodophycées doivent être rapprochées des Némaliacées, alors qu'elles diffèrent certainement des autres Rhodophycées.

L'alternance de générations chez les Charophytes.

A la liste des Algues haplobiontiques, il faut enfin ajouter les Charophytes. Œhlkers a montré, en effet, en 1916, que la méiose a lieu dans l'œuf, au moment de la germination : le noyau de fusion subit alors deux mitoses

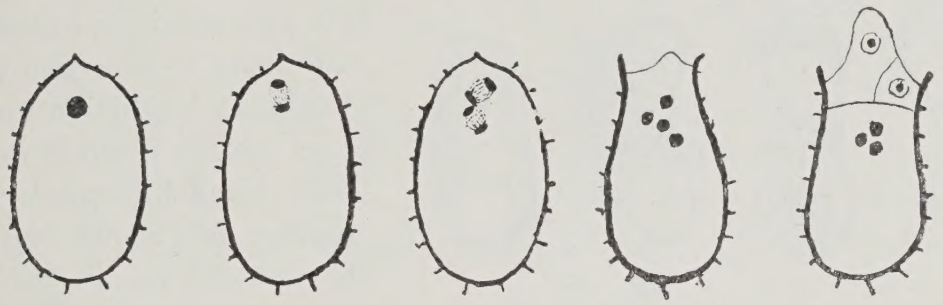


Fig. 375. — Evolution nucléaire pendant la germination de l'œuf de *Chara fœtida* (d'après Œhlkers, 1916).

successives, à la suite desquelles le nombre des chromosomes est réduit de 32 à 16. Des quatre noyaux-fils ainsi formés, trois disparaissent ; le quatrième est l'origine de tous les noyaux de la nouvelle plante sexuée (fig. 375).

L'alternance de générations chez **Dipodascus** *et les autres Champignons présentant vraisemblablement le même type.*

Dipodascus albidus est un Champignon découvert par de Lagerheim et dont les caractères sont extrêmement remarquables, car il rappelle à la fois les Siphomycètes et les Ascomycètes. On sait que, dans ses gamètes, multinucléés, un seul noyau est fonctionnel (cf. p. 732). Ces deux noyaux se fusionnent très rapidement. Puis le noyau de fusion se divise et donne naissance à un grand nombre de noyaux-fils, autour de chacun desquels se condensera une petite quantité de cytoplasme, de manière à former autant de spores. Or, Juel a montré que la première prophase du noyau de fusion comporte une accumulation de la chromatine à un pôle nucléaire, c'est-à-dire un phénomène présentant tous les caractères du synizesis. Cette première prophase est donc réductrice et, chez *Dipodascus*, le seul noyau diploïde que comporte l'individu est le noyau de fusion.

Du cas de *Dipodascus*, il convient de rapprocher celui des Ascomycètes

inférieurs, ou Protoascinées, comprenant les familles des Endomycétacées et des Saccharomycétacées. Chez tous les Ascomycètes, il est de règle que les deux premières mitoses de l'asque sont réductrices : ces caractères leur ont été reconnus, avec la plus grande certitude, par l'unanimité des biologistes qui ont étudié le développement de l'asque chez les Ascomycètes supérieurs. Or, chez les Ascomycètes inférieurs, les figures mitotiques de l'asque sont trop petites pour pouvoir faire l'objet d'une étude précise ; il est légitime de penser, toutefois, que ces mitoses présentent les mêmes caractères que chez les Ascomycètes supérieurs, c'est-à-dire sont réductrices (fig. 376). Si, comme il est infiniment probable, il en est bien ainsi, les Ascomycètes inférieurs se trouvent être des Végétaux haplobiontiques car, chez eux, la fécondation, précède immédiatement la formation de l'asque (fig. 376) : le premier noyau de l'asque se confond, en effet, avec le noyau de l'œuf (cf. p. 761). Chez les Saccharomycétacées et les Endomycétacées, comme chez les *Dipodascus*, par conséquent, le seul noyau diploïde est le noyau de l'œuf.

FIG. 376. — Mitoses de l'asque chez *Schizosaccharomyces octosporus*. Chez cette Levure, les divisions nucléaires de l'asque comportent des figures relativement nettes. La première mitose (*a* à *d*) présente des images de dimension particulièrement élevées. Une deuxième mitose (*e* à *g*) suit immédiatement la première, donnant naissance à une tétrade de noyaux. Cet ensemble de caractères permet de penser qu'une méiose se produit alors. — *h*, troisième division (post-méiotique) de l'asque ; une ascospore se formera autour de chacun des huit noyaux résultant de cette troisième série mitotique (d'après GUILLIERMOND, 1917).

Il est légitime de penser que les Champignons paraissant moins évolués que les Protoascinées se comportent comme ces dernières au point de vue de l'alternance de générations, c'est-à-dire sont des êtres haplobiontiques. Ces Champignons moins évolués sont ceux qui constituent l'ensemble des Siphomycètes ; or, les phénomènes de la méiose sont encore très insuffisamment connus chez les Saprolégniacées, chez les Péronosporacées et chez les Mucorinées. Toutefois, TROW a établi, dès 1899, que, chez *Achlya americana*, la première mitose du noyau de fusion de l'œuf comporte 8 chromosomes, alors que les mitoses suivantes n'en comportent que 4. Plus récemment, EDSON, étudiant la germination de l'œuf de *Pythium Aphanidermatus* (1927), croit pouvoir affirmer que la première division du noyau de fusion est hétérotypique et comporte, notamment, une diacinèse caractérisée. On admettra donc qu'un grand nombre de Siphomycètes, tout au moins, sont haplobiontiques. Mais il est vraisemblable que certains Siphomycètes très évolués présentent un sporophyte plus ou moins rudimentaire. Chez la plupart des Mucorinées,

la zygospore produit, en germant, un siphon plus ou moins allongé, portant un sporange à son extrémité ; or, des expériences (Blakeslee, Burgeff) ont révélé que, chez les Mucorinées hétérothalliques, les sporanges sont, soit unisexués (sporanges + et sporanges — séparés ; type *Mucor mucedo*), soit bisexués (sporanges contenant tous un mélange de spores + et — ;

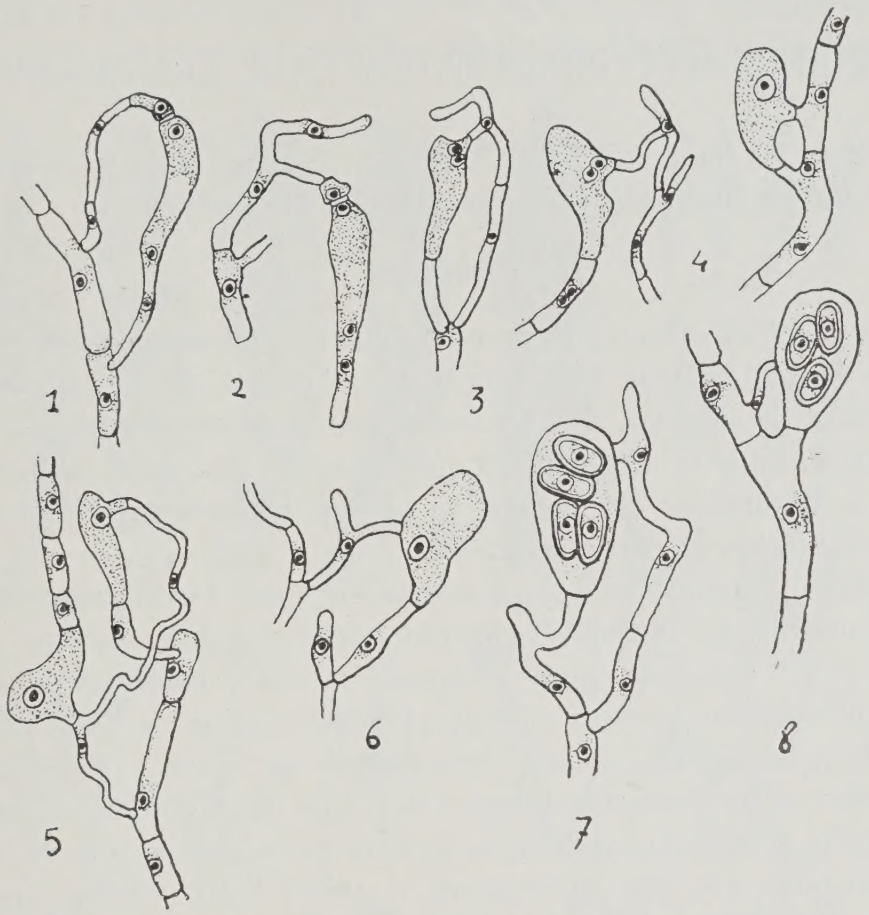


Fig. 377. — Fécondation et formation de l'asque chez *Endomyces Magnusii*. — 1 et 2, rapprochement des gamètes (cf. p. 733). — 3 et 4, caryogamie. — 4 à 6, caryogamie. — 7 et 8, quatre ascospores se sont formées dans l'œuf, devenu l'asque, après deux mitoses successives du noyau de fusion (d'après Guilliermond, 1909).

type *Phycomyces nitens*). Si l'on admet que la ségrégation des sexes résulte de la méiose (cf. p. 881), on conclura que, chez les Mucorinées du type *Mucor mucedo*, ce processus est antérieur à la constitution des sporanges ; le sporophyte, s'il existe, ne pourrait donc être, chez ces Champignons, que très court ; — chez les Mucorinées du type *Phycomyces nitens*, au contraire, la réduction chromatique aurait lieu dans les sporanges et le sporophyte correspondrait, ici, au sporangiophore tout entier. Ce *sporangiophore* diploïde de *P. nitens* annoncerait ainsi le carpophore (sporangiophore diploïde) des Ascomycètes supérieurs.

APPARITION ET DÉVELOPPEMENT DU SPOROPHYTE

Pour bien comprendre la manière dont le sporophyte apparaît, puis se développe aux dépens du gamétophyte, il est indispensable de distin-

guer, dans l'ensemble des Végétaux sexués non haplobiontiques, plusieurs grands groupes naturels : dans chacun séparément, l'évolution de l'alternance de générations sera décrite ; on envisagera donc successivement les divers modes présentés par cette alternance : *a*) chez les Champignons ; *b*) chez les Algues ; *c*) chez les Archégoniates.

L'ALTERNANCE DES GÉNÉRATIONS CHEZ LES CHAMPIGNONS

On étudiera les phénomènes d'alternance, d'abord chez les Ascomycètes, puis chez les Basidiomycètes, enfin chez les Myxomycètes.

Ascomycètes.

Les Ascomycètes offrent, du point de vue de l'alternance de générations, un intérêt spécial, car ils comprennent, à côté des types haplobiontiques que l'on vient de signaler, des formes présentant un sporophyte extrêmement rudimentaire et primitif, et une grande majorité d'espèces dans lesquelles la diplophase est de plus en plus développée ; il y a là une série progressive extrêmement remarquable.

a) Les Saccharomycétacées ou Levures, sont des Ascomycètes haplobiontiques. Toutefois, un sporophyte extrêmement réduit existe chez *Nadsonia fulvescens* et *N. elongata*, dont l'asque n'est pas, comme chez les autres Saccharomycétacées, le résultat d'une transformation de l'œuf ; chez cette Levure, l'asque est une cellule *bourgeonnée par l'œuf* ; ce dernier transmet, en effet, à un bourgeon formé par lui, les deux noyaux sexuels accouplés ; dans ce bourgeon ont lieu ensuite la caryogamie, puis la formation d'une ascospore. Ici, par conséquent, il existe deux cellules diploïdes qui paraissent constituer une ébauche très rudimentaire de sporophyte.

b) Plus intéressant, du point de vue de la transition entre les êtres haplobiontiques et ceux qui présentent un sporophyte développé, est le cas de *Spermophthora Gossypii* étudié par Guilliermond. Chez *Spermophthora*, l'œuf résultant de la fusion des deux spores-gamètes émet (fig. 378, *13*, *14*, *15*) un tube germinatif qui, après s'être allongé et cloisonné, produit, à son extrémité, un ou plusieurs asques typiques, contenant exactement huit spores (fig. 378, *16* à *23*). Il est tout à fait légitime de considérer, pour les raisons générales qui ont été indiquées plus haut, que cet asque est le siège d'une méiose. La méiose est donc séparée de la fécondation, chez ce curieux Champignon, par l'étendue du tube germinatif formé par l'œuf. Or, ce tube présente des dimensions très variables : parfois très court et unicellulaire, il peut être beaucoup plus long, et même ramifié : il comporte alors, au plus, une dizaine de cellules. *Spermophthora* possède donc un sporophyte, extrêmement net, mais encore relativement très court ; la variabilité de ce sporophyte paraît indiquer nettement que *Spermophthora* représente, du point de vue de l'alternance de générations, un terme de passage entre les formes haplobiontiques primitives et les Ascomycètes plus évolués.

c) Le cycle vital des Champignons appartenant aux principaux groupes d'Ascomycètes supérieurs : Plectascinées, Périsporinées, Pyrénomycétinées, Pézizinées, est demeuré, pendant longtemps, un problème extrêmement discuté ; les cytologistes n'étaient, en effet, pas d'accord sur le moment auquel il convenait de fixer l'acte sexuel de ces Champignons. Toute cette question a été traitée précédemment (p. 767 et suiv.) et l'on a conclu que la fécondation a lieu, chez ces Ascomycètes, au niveau des éléments sexuels : mais les

FIG. 378. — Formation des gamètes, fécondation et développement de l'œuf chez *Spermophthora Gossypii*. — De 1 à 5, développement des gamétanges et formation des spores-gamètes. — 6 à 12, divers stades de la fécondation. — 13 à 15, l'œuf produit un tube germinatif. — 16 à 23, formation des asques. — 24 et 25, asques formés parthénogénétiquement. — 25 et 26, asques vus à un fort grossissement (d'après GUILLIERMOND, 1928).

deux noyaux sexuels ne se fusionnent pas immédiatement ; ils demeurent rapprochés et manifestement conjugués, mais distincts, dans toute l'étendue du mycélium ascogène ; la caryogamie n'a lieu que dans les cellules situées aux extrémités des ramifications de ce mycélium, cellules qui, aussitôt après, se transforment directement en asques. Quels sont les phénomènes essentiels accompagnant cette transformation en asque ?

Le noyau résultant de la fusion des deux noyaux conjugués ne tarde

pas à se diviser : or cette première mitose est, comme l'ont montré MAIRE et GUILLIERMOND (1905) pour diverses Pézizinées (*Galactinia succosa*, *Pustularia vesiculosa*), hétérotypique ; la prophase comporte un synizesis et une diacinèse extrêmement nets et l'anaphase un clivage longitudinal des chromosomes. Puis les deux noyaux-fils se divisent, par une mitose homéotypique, après une période de repos extrêmement courte ; enfin, une troisième série de divisions, présentant cette fois, les caractères de mitoses typiques, conduit à la formation de huit noyaux qui deviendront le centre d'autant d'ascospores. HARPER et les cytologistes de l'Ecole anglo-saxonne (Miss FRASER, 1908 ; FRASER et WELSFORD, 1908, FRASER et BROOKS, 1908, CARRUTHERS, 1911, TANDY, 1926, Mrs. GWYNNE-VAUGHAN (Miss FRASER) et WILLIAMSON, 1931, etc...) ont soutenu et soutiennent encore, pour diverses Pézizinées ou Helvellinées, une toute autre interprétation : convaincus que deux fusions nucléaires interviennent successivement chez les Ascomycètes (cf. p. 769), ils soutiennent que le noyau de fusion de l'asque est tétraploïde et doit donc subir, pour revenir à l'état diploïde, deux réductions successives ; la première réduction est effectuée par la première mitose de l'asque, première mitose dont ces auteurs reconnaissent, comme MAIRE et GUILLIERMOND, le caractère incontestablement hétérotypique ; la seconde mitose de l'asque est également considérée par eux comme homéotypique ; quant à la troisième mitose, elle présenterait un caractère méiotique *simplifié* : les chromosomes seraient, sans clivage ni autres processus particuliers, distribués en deux groupes égaux, aux pôles du fuseau ; cette *brachyméiose* effectuerait ainsi la deuxième réduction prévue par la théorie. GUILLIERMOND a prouvé, en 1911, qu'une telle interprétation ne correspondait pas à la réalité : seule est hétérotypique (fig. 379) la première division du noyau de fusion; les deuxièmes mitoses sont homéotypiques et les troisièmes mitoses, typiques. *La méiose suit donc immédiatement la fusion nucléaire intervenant dans le jeune asque.* Chacun des huit noyaux formés à la suite de ces trois séries mitotiques devient, par une

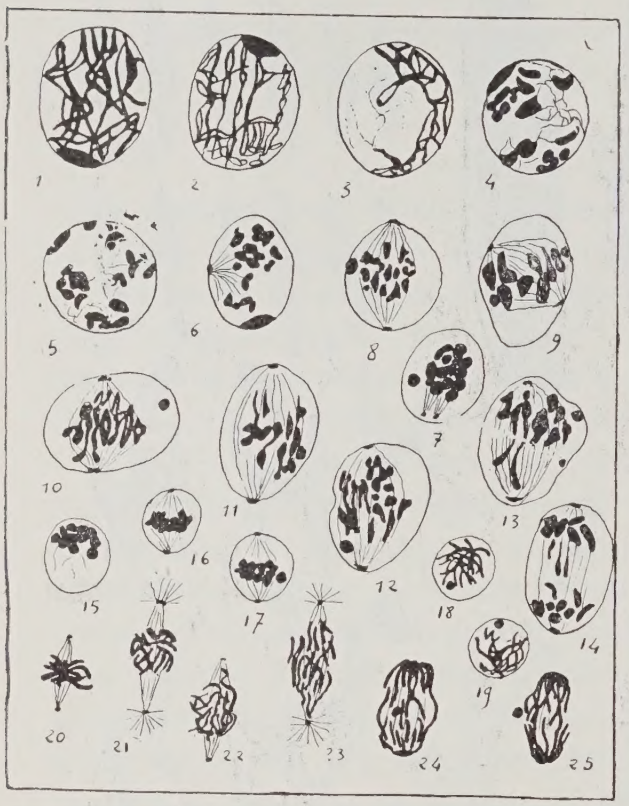


FIG. 379. — Mitoses de l'asque chez *Humaria rutilans*. — 1 à 14, première mitose : 1, stade leptotène ; 2, stade zygotène (ou strepsitène ?) ; 3. synizesis ; 4, 5, 6, diacinèse ; 8, 11, 12, métaphase ; 9, 10, anaphase (clivage longitudinal anaphasique des chromosomes) ; 13, 14, fin d'anaphase. — 15, 16, 17, seconde mitose. — 18 à 25, troisième mitose. Noter la différence de forme des chromosomes pendant les mitoses hétéro- et homéotypique, d'une part, les troisièmes mitoses (typiques), d'autre part (d'après GUILLIERMOND, 1905).

série de processus qui sont décrits ailleurs (cf. p. 683), le centre d'une *ascospore*. Chaque ascospore, qui possède, par conséquent, la valeur d'une tétraspore, produit, en germant, un nouvel individu, constitué par un mycélium fait d'articles ou de cellules, et qui produira des éléments sexuels.

La seule interprétation actuellement admissible de tous ces faits paraît être celle qu'a formulée Claussen à la suite de ses recherches sur *Pyronema confluens* (cf. p. 769), qu'ont défendue après lui Schikorra, Vuillemin et Ch. Killian, et qu'admettent aujourd'hui tous les mycologues (à l'exception de P.-A. Dangeard et de son élève F. Moreau) ; d'après cette interprétation, appuyée sur des expériences, des observations cytologiques et des données d'ordre général, le cycle vital des Ascomycètes supérieurs comporte un gamétophyte qui commence, dans l'asque, à la tétrade résultant de la méiose subie par le noyau de fusion, comprend le mycélium formé d'articles ou de cellules et finit à la fécondation ; puis un sporophyte (fig. 380) qui commence à la fécondation, comprend le mycélium ascogène à dicaryons, et finit, dans l'asque, au moment de la méiose du noyau de fusion. Il semble que l'importance respective de ces deux phases alternantes varie suivant les groupes ; le périthèce ou carpophore est exclusivement constitué par le mycélium binucléé et l'importance de cet organe mesure donc celle du sporophyte ; or il est évident que, chez les Plectascinées, Champignons dont le périthèce est très petit et ne contient que quelques asques le sporophyte est moins considérable que chez les Helvellinées, dont le carpophore est très volumineux et produit d'innombrales asques. On peut donc concevoir que le sporophyte, peu développé encore dans les groupes primitifs d'Ascomycètes supérieurs, s'est accru pro-

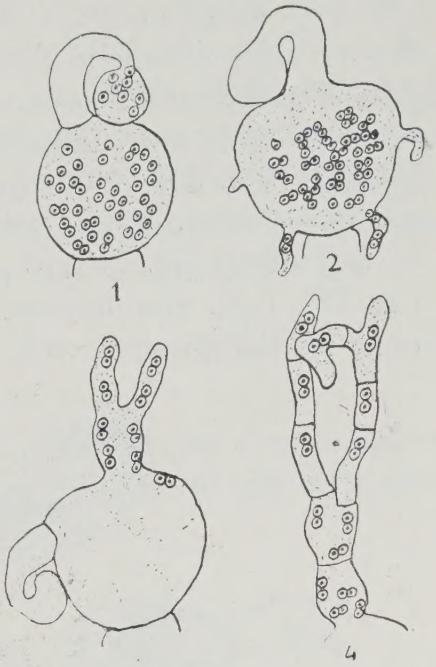


Fig. 380. — Sporophyte (diplophase) de *Pyronema confluens*, d'après l'interprétation de Claussen. — 1, gamétanges en communication. — 2, après la fécondation : appariement des noyaux. — 3, 4, formation du mycélium à dicaryons.

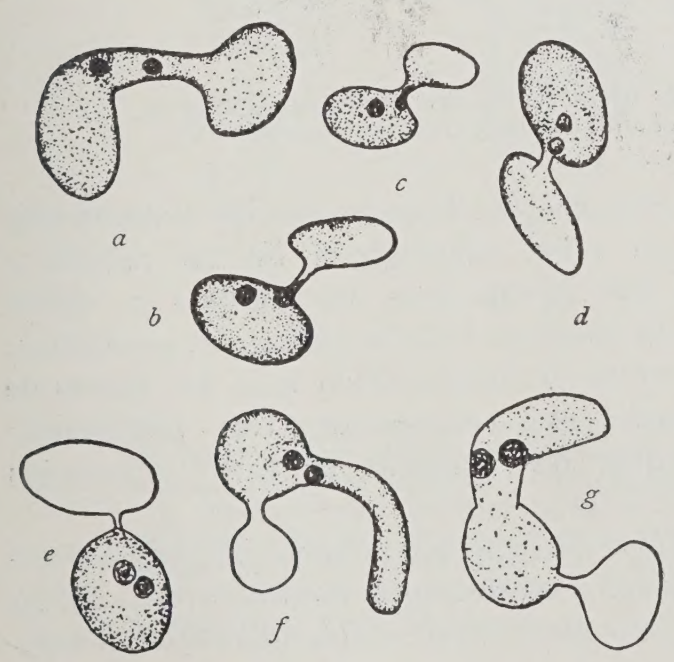


Fig. 381. — Fécondation et formation du mycélium à dicaryons chez *Taphrina epiphylla* (d'après Mlle Wieben, 1927).

gressivement au cours de l'évolution, jusqu'à devenir très important.

d) Les Exoascacées n'ont pas été compris dans l'énumération précédente. C'est que, chez ces Ascomycètes parasites, le cycle vital présente des caractères nettement nouveaux. On sait, en effet (cf. p. 735), que les gamètes de ces Champignons sont, d'après les recherches de Wieben sur les *Taphrina*, des conidies-levures uninucléées provenant de la germination des ascospores ; puis, l'œuf, dans lequel les noyaux se rapprochent sans se fusionner (fig. 381, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*), germe en un mycélium binucléé (fig. 381, *f*, *g*), aux dépens duquel se formeront les asques. On retrouve donc ici l'alternance entre un gamétophyte uninucléé et un sporophyte

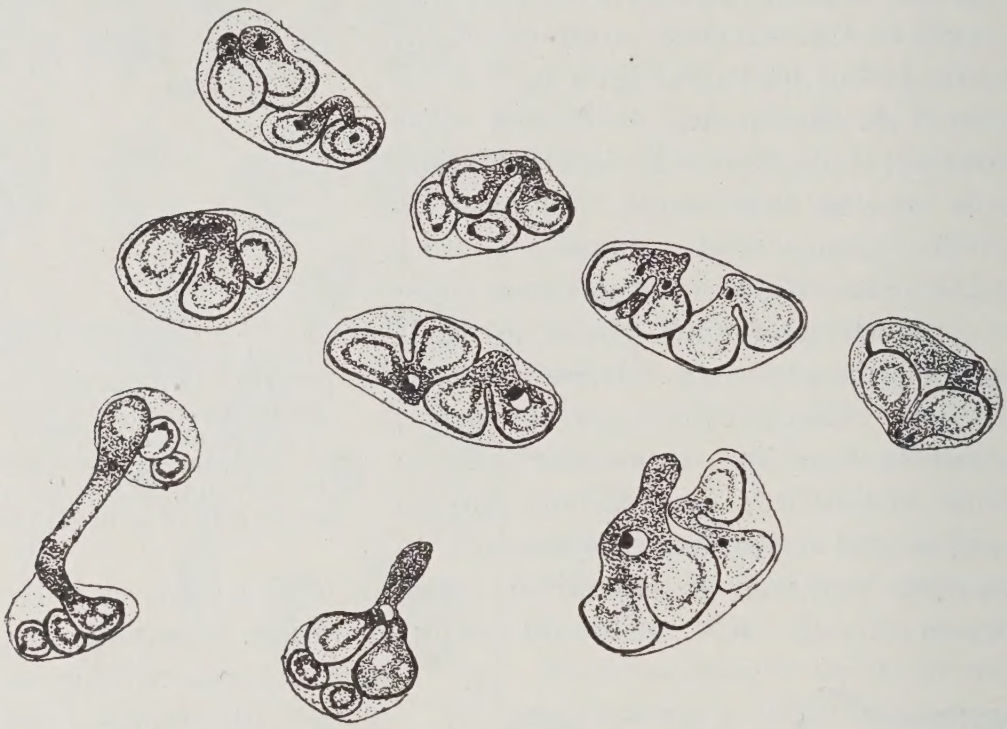


Fig. 382. — Divers stades de la fusion des ascospores-gamètes chez *Saccharomycodes Ludwigii* (d'après Guilliermond, 1902).

binucléé ; mais ce dernier paraît être, chez les Exoascacées, *très prépondérant par rapport au gamétophyte* ; en effet, l'haplophase est, ici réduite à l'extrême ; son existence a pu être décelée dans des cultures en milieu artificiel, mais elle n'a jamais été observée dans la nature où, cependant, Brefeld, puis Fisch, ont aperçu sans en comprendre le sens, des figures de copulation ; le mycélium binucléé est, au contraire, très important : c'est lui qui constitue l'ensemble des filaments parasites développés dans les feuilles des hôtes.

e) Très voisines, enfin, des *Taphrina*, sont les Levures du type *Saccharomycodes* (*Saccharomycodes Ludwigii*, *Saccharomyces paradoxus*, etc...), dans lesquelles les ascospores fonctionnent directement comme gamètes (fig. 382) ; ces ascospores-gamètes se forment très régulièrement, toujours au nombre de quatre, à l'intérieur des asques, et rien n'autorise à admettre que les deux divisions nucléaires qui leur ont donné naissance ne sont pas méiotiques. Les seules cellules haploïdes seraient donc ici les ascospores-

gamètes et ces Levures seraient *diplobiontiques*, comme les Animaux. Il serait très important de démontrer qu'il en est bien ainsi : en effet, les Végétaux diplobiontiques sont exceptionnels et les Levures de cette catégorie seraient avec, sans doute, les Exoascacées et certaines Ustilaginales (cf. p. 735) les seuls Champignons présentant une telle alternance de générations ; il serait, d'autre part, extrêmement remarquable d'enregistrer l'existence de Champignons diplobiontiques dans le groupe des Levures dont tous les autres représentants sont haplobiontiques.

Basidiomycètes.

Les Basidiomycètes sont loin de comprendre, au point de vue de l'alternance de générations, des types aussi variés et constituant une série aussi complète, que chez les Ascomycètes.

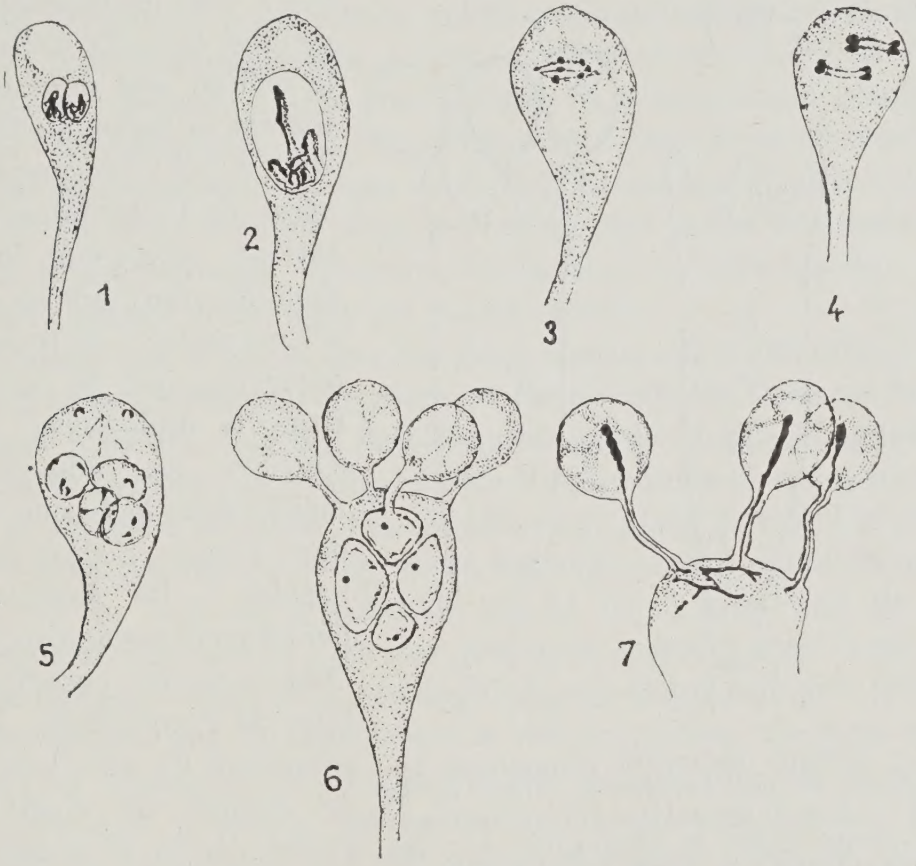


FIG. 383. — Evolution nucléaire dans la baside de *Nidularia pisiformis*. — 1, baside très jeune, encore binucléée. — 2, après la caryogamie : le noyau de fusion présente une image de synizesis. — 3, anaphase de la première mitose (hétérotypique). — 4, télophase des deuxièmes mitoses (homéotypiques). — 5, tétrade de noyaux haploïdes résultant des deux divisions méiotiques précédentes. — 6, la baside a bourgeonné quatre basidiospores. — 7, les noyaux, étirés sous forme de longs filaments très chromophiles, pénètrent dans les basidiospores par le conduit étroit des stérigmates (d'après FRIES, 1911).

On sait que, chez ces Champignons, de l'œuf dérive toujours un mycélium à cellules binucléées aux dépens duquel se forment les basides ; c'est dans ces basides qu'a lieu la caryogamie (fig. 383). Or, le noyau de fusion de la baside, comme celui de l'asque, ne tarde pas à se diviser, et cette pre-

mière mitose, comme l'a montré Maire dans un mémoire fondamental (1902), conduit à une réduction de moitié du nombre des chromosomes ; cette mitose est, comme on l'a très souvent vérifié depuis, *hétérotypique* (fig. 383, *2*, *3*) ; les deux noyaux-fils se divisent à leur tour chacun une fois suivant le mode homéotypique (fig. 383, *4*) ; puis chacun des quatre noyaux ainsi formés (fig. 383, *5*) émigre dans une des spores ou *basidiospores*, formées à l'extérieur de la baside (fig. 383, *6*, *7*). Chez les Basidiomycètes, comme chez les Ascomycètes, la méiose suit donc immédiatement la fusion nucléaire (fig. 384). Aussi l'interprétation générale de l'alternance de générations sera-t-elle la même dans les deux grands groupes d'Eumycètes : le mycélium à dicaryons, issu de l'œuf, constitue la diplophase ; celle-ci s'achève au moment de la méiose dans la baside (comme dans l'asque, homologue de la baside) ; les basidiospores, homologues des ascospores (fig. 384), sont les premières cellules de l'haplophase, laquelle comprend un mycélium formé de cellules ou d'articles, et s'achève à la fécondation.

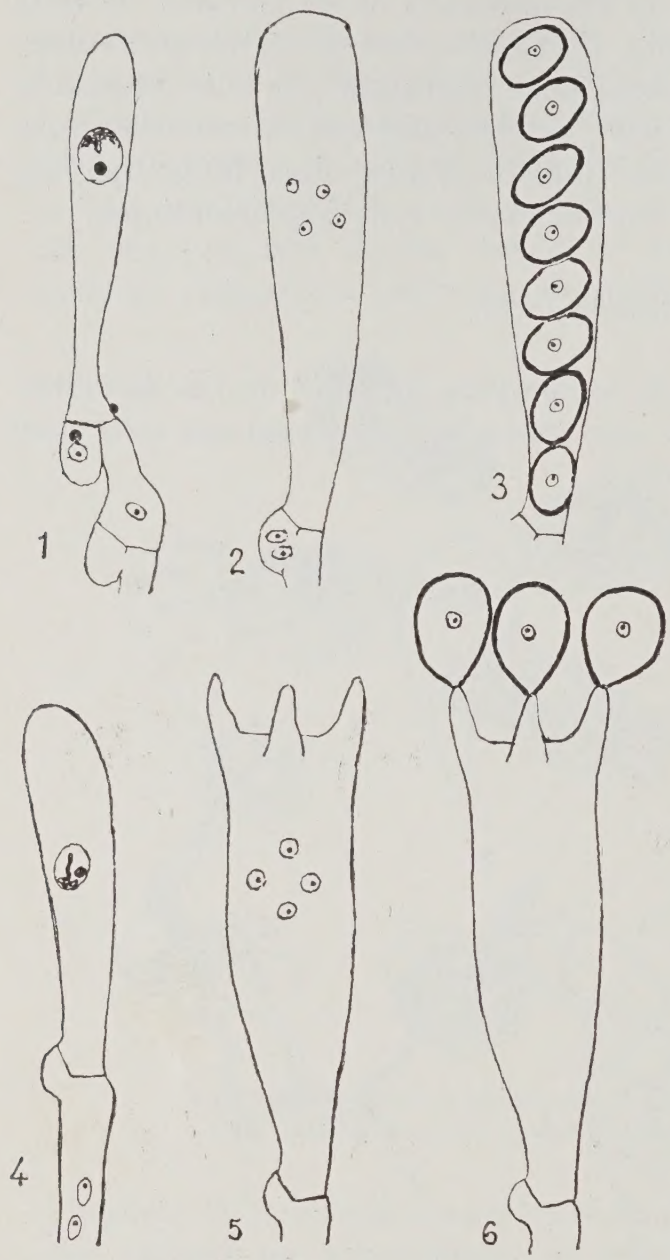


Fig. 384. — Schéma indiquant l'homologie des basidiospores et des ascospores (suite de la fig. 345). — 1 à 3, formation des ascospores : 1, jeune asque après la caryogamie et avec noyau en synizesis ; 2, asque après la méiose ; 3, asque mûr avec huit ascospores formées autour de chacun des noyaux résultant des troisièmes mitoses. — 4 à 6, formation des basidiospores : 4, jeune baside après la caryogamie et avec noyau en synizesis ; 5, baside après la méiose (formation des stérigmates) ; 6, baside mûre avec quatre basidiospores (trois représentées seulement) formées autour de chacun des noyaux résultant de la méiose (*en partie* d'après Gäumann, 1926).

Il est difficile de préciser, pour la plupart des Basidiomycètes, l'étendue relative des deux phases alternantes.

Chez les Basidiomycètes supérieurs (Hyménomycètes), le mycélium à dicaryons (mycélium secondaire), correspondant à la diplophase ou sporophyte, est très développé ; il constitue surtout le faux-tissu dont sont formés les carpophores, souvent très volumineux, de ces Champignons. Le mycélium à cellules ou à articles (mycélium

primaire), issu des basidiospores, correspondant au gamétophyte ou haplophase paraît être généralement moins considérable, sans que la durée ou l'étendue de son développement soient, d'ailleurs, rigoureusement déterminées ; en n'envisageant que des Hyménomycètes hétérothalliques (le cycle vital des quelques Hyménomycètes homothalliques connus présente des particularités dont l'interprétation est d'autant plus difficile que les processus sexuels échappent ici à l'analyse expérimentale), on peut, pour fixer les idées, se référer aux deux espèces bien étudiées par LEHFELDT : *Corticium serum* et *Typhula erythropus*. Chez *T. erythropus*, les mycéliums primaires ne peuvent copuler qu'après avoir atteint un assez grand développement. Mais chez *C. serum*, on peut observer des copulations entre mycéliums primaires extrêmement jeunes, venant de sortir de la basidiospore et constitués de quelques cellules ou même d'une seule cellule; il en est sans doute ainsi, le plus souvent, dans la nature, où les spores germent en masse, et donnent naissance à des mycéliums primaires de sexe contraire étroitement rapprochés ; par contre, en les cultivant isolément, de manière à empêcher tout fonctionnement sexuel, on obtient à volonté des mycéliums primaires de cette espèce très étendus et constamment susceptibles de copuler. L'haplophase, toujours importante chez *Typhula erythropus*, est donc extrêmement réduite, dans les conditions naturelles, chez *Corticium serum*, tout en étant capable d'un beaucoup plus grand développement.

Chez les Basidiomycètes inférieurs (Urédinales et Ustilaginales), l'étendue des deux phases alternantes est mieux connue.

Il est évident, par exemple, que ces deux phases sont importantes, l'une et l'autre, chez les Urédinales complètes, ou *Eu*-Urédinales. Dans ces Rouilles, le mycélium primaire, issu des basidiospores, se développe abondamment dans les tissus de l'hôte : la feuille d'Epine-Vinette, infestée par le mycélium primaire de *Puccinia graminis*, fixe les idées à ce point de vue. Les gamètes sont des cellules banales de ce mycélium haploïde : l'œuf auquel ils donnent naissance (cf. p. 762) est le point de départ de la formation de spores binucléées, les *écidiospores*. Que ces dernières germent sur l'espèce aux dépens de laquelle s'était déjà développé le mycélium primaire (*Phragmidium subcorticium*, par exemple, dont le développement s'achève intégralement sur les Roses), ou qu'elles ne puissent germer que sur un hôte très différent (*Puccinia graminis*, par exemple, dont les écidiospores, formées sur la feuille de *Berberis*, ne peuvent germer que sur la feuille de Blé), elles sont l'origine d'un mycélium secondaire binucléé ; ce dernier est très abondamment multiplié par le moyen des *urédospores*, puis il finit par former les téleustopores, spores enveloppées d'une épaisse paroi et comprenant un, deux (*Puccinia graminis*) ou plusieurs (*Phragmidium violaceum*) compartiments (fig. 340) pourvus chacun de deux noyaux qui ne tardent pas à se confondre (caryogamie) ; or, au moment où, après une période plus ou moins longue de vie ralentie, les téleutospores vont germer, les noyaux de fusion se divisent et *cette première mitose est hétérotypique* ; la division homéotypique intervient aussitôt après, et les quatre noyaux-fils ainsi formés pénètrent dans le tube germinatif émis par chacun des compartiments de la

téleutospore ; entre ces noyaux apparaissent des cloisons qui partagent le tube en quatre cellules ; chacune produit un diverticule dans lequel pénètre le noyau, puis qui devient une spore et se détache. Cette spore est une basidiospore ; le tube sur lequel elle est née est la baside, et la téleutospore, siège de la caryogamie, n'est qu'un organe de résistance dont le rôle est de conserver, malgré des conditions de milieu éventuellement défavorables, le protoplasma destiné à constituer la baside. Les basidiospores germent sur l'hôte approprié et donnent naissance à de nouveaux mycéliums primaires. Dans l'appréciation de l'importance relative des deux phases chez les *Eu*-Urédinales, il faut tenir compte de la présence des urédospores qui assurent une abondante multiplication du sporophyte ; le gamétophyte est, au contraire, dépourvu d'organes de multiplication ; aussi son étendue, tout en étant très notable, paraît-elle être nettement inférieure à celle du sporophyte.

Les *Opsi*-Urédinales diffèrent des *Eu*-Urédinales exclusivement par le défaut d'urédospores ; mais il ne semble pas que cette absence influe grandement sur l'alternance de générations ; chez *Uromyces Scrophulariae* et *Uromyces Behenis*, Kurssanow a observé que la multiplication de la diplophase est assurée, en l'absence d'urédospores, par des poussées supplémentaires d'écidiospores produites par le mycélium diploïde. Le cas de *Puccinia Falcariæ*, Rouille dont le mycélium secondaire, issu des écidiospores, forme les téleutospores, selon Dittschlag, après un très court développement, paraît être exceptionnel.

Les *Brachy-* et *Hemi*-Urédinales, chez lesquelles les écidiospores font défaut, et les *Micro*-Urédinales qui sont à la fois dépourvues d'écidiospores et d'urédospores, sont encore mal connues. Il semble, toutefois, d'après les travaux de Blackman et Fraser (1906), Christman (1907), Olive (1908-1913), Werth et Ludwigs (1912), Mme Moreau (1914), Kurssanow (1917), Lindfors (1924), Dodge (1925), que le cycle vital de diverses Urédinales appartenant à ces groupes réponde à des types assez variés. Chez les *Brachy-* et *Hemi*-Urédinales, la fécondation paraît avoir lieu entre cellules végétatives fonctionnant comme gamètes, puis est plus ou moins immédiatement suivie par une poussée d'urédospores (urédospores primaires) qui remplacent alors les écidiospores ; d'autres générations d'urédospores achèvent ensuite de propager le mycélium binucléé dont l'importance, par rapport au mycélium uninucléé, paraît ainsi être sensiblement la même que chez les *Eu*-Urédinales. — Quant aux espèces étudiées de *Micro*-Urédinales, il semble qu'il soit possible de les répartir en deux groupes ; chez les unes (type : *Puccinia Malvacearum*), en effet, la fécondation a lieu au moment même de la formation de la téleutospore, siège de la méiose : la diplophase est donc extrêmement réduite ; chez les autres (type *Puccinia Buxi*), la fécondation a lieu à partir de mycéliums primaires très peu développés et donne naissance à un mycélium secondaire très étendu : c'est l'haplophase qui est ici très réduite. Des espèces apparemment très voisines peuvent donc se comporter d'une manière absolument différente au point de vue de l'alternance ds générations.

Enfin, les *Endo*-Urédinales, caractérisées par l'absence à la fois des uré-

dospores et des téleutospores, sont surtout connues grâces aux recherches de Hoffmann sur *Endophyllum Sempervivi* (1912), et de Mme Moreau sur *Endophyllum Euphorbiae-silvaticae*; chez ces espèces, les écidiospores formées, suivant la règle, par une prolifération de l'œuf, fonctionnent comme téleutospores ; elles sont le siège de la caryogamie, puis de la méiose, et, en germant, donnent naissance à la baside ; la diplophase est donc ici extrêmement réduite. Kurssanow (1917) considère ces Urédinales comme primitives ; Kniep (1928), au contraire, admet qu'elles sont très évoluées ; les arguments font défaut pour décider avec certitude entre ces deux interprétations.

Le cycle des *Ustilaginales* est surtout connu grâce aux travaux de Harper (1898), Lutman (1910), Rawitscher (1912, 1914, 1922), Paravicini (1917), Kniep (1919, 1921), etc... Le baside de ces Champignons est, comme celle des Urédinales, d'abord enkystée, à l'état de spore : c'est la spore « charbonneuse », homologue de la téleutospore, et dans laquelle a lieu la caryogamie (cf. p. 764). Quand les conditions sont devenues favorables, la spore « charbonneuse » germe et, dans de nombreuses espèces appartenant aux genres *Ustilago*, *Urocystis*, *Cintractia*, etc., est le siège des phénomènes cytologiques suivants : son protoplasma est émis à l'extérieur, sous forme d'un tube très court dans lequel pénètrent quatre noyaux provenant de deux divisions successives, divisions que l'on peut considérer sans grandes chances d'erreur, malgré l'absence d'observations certaines, comme méiotiques. Des cloisons apparaissent entre ces noyaux, séparant quatre cellules uninucléées : une baside (de forme, d'ailleurs, très variable, et appelée *promycélium*) est constituée. Or, on sait (cf. p. 735 et p. 763) que, chez ces Ustilaginales, les gamètes sont précisément, soit des spores produites par cette baside, soit les quatre cellules de celle-ci, qui copulent deux à deux (cf. fig. 341). Chez ces Ustilaginales, par conséquent, l'haplophase est réduite à la baside : elle ne comprend que les quatre noyaux provenant de la méiose ; la diplophase correspond, au contraire, à tout l'appareil végétatif. Les Ustilaginales de ce type paraissent donc être *diplobiontiques*, comme les Exoascacées, les Levures du type *Saccharomycodes* et les Animaux. Cette conclusion ne saurait, toutefois, être étendue à l'ensemble des Ustilaginales : chez *Tilletia Tritici*, par exemple, les noyaux résultant de la méiose survenue dans la spore charbonneuse se multiplieraient ; le tube germinatif, c'est-à-dire la baside, contiendrait donc, chez cette espèce, de 10 à 16 noyaux épars dans un cytoplasme indivis ; il se forme alors, à l'extrémité de ce tube, un nombre correspondant de basidiospores qui, avant même de se détacher, se fusionnent deux à deux. Chez d'autres Ustilaginales, enfin, l'haplophase est plus importante encore, le promycelium pouvant, dans certaines conditions, être prolongé par un abondant mycélium constitué de cellules bourgeonnantes (formes-levures ; cf. p. 673) ; celles-ci copuleront plus ou moins tardivement et chaque œuf ainsi formé donnera naissance au mycélium binucléé. Mais, chez *Ustilago Zeae*, il n'existe même plus de mycélium binucléé : la copulation a lieu entre deux cellules d'un mycélium demeuré uninucléé, immédiatement avant la formation de la spore charbonneuse (Rawitscher). Cette espèce

est donc haplobiontique et l'on remarquera, une nouvelle fois, combien est variable le cycle d'alternance, dans un même groupe naturel.

L'alternance de générations chez les Myxomycètes.

L'alternance de générations chez les Myxomycètes est encore mal connue. Il semble établi, toutefois, que, chez les Myxogastres, la méiose intervient dans le sporange, immédiatement avant la formation des spores (Jahn, 1907 ; Mlle Kränzlin, 1907 ; Skupienski, 1920) ; chez les Plasmodiophorales, la réduction chromatique aurait lieu, de même, à la phase sporogonique, c'est-à-dire immédiatement avant la formation des spores (Maire et Tison, 1909 ; Milovidov, 1931).

Le moment de la fécondation est connu avec moins de précision, Prowazek avait signalé (1904) des fusions nucléaires dans le plasmode de *Physarum psittacinum*, sans leur attribuer de signification sexuelle. Jahn (1907), Olive (1907), Mlle Kränzlin (1907) décrivent à leur tour ces fusions nucléaires, mais les interprètent comme de véritables caryogamies ; ils ne sont, toutefois, pas d'accord sur l'instant auquel se produisent ces fusions : celles-ci auraient lieu, par exemple, chez *Ceratiomyxa mucida*, immédiatement avant la méiose, d'après Olive, et beaucoup plus tôt d'après Jahn. En 1911, Jahn signale, d'autre part, que les myxamibes issues des spores de *Physarum didermoides* fonctionnent comme gamètes, c'est-à-dire se fusionnent deux à deux avec plasmogamie et caryogamie. Les recherches de Wilson et Cadmann ont mis en évidence (1928) un phénomène analogue chez *Reticularia Lycoperdon*, où les zoospores, immédiatement issues des spores fonctionnent comme gamètes. Par contre, Skupienski observe que, chez *Didymium nigripes* et *Dictyostelium mucoroides* (1920), puis chez *Didynium difforme* (1927), les spores donnent naissance à des myxamibes qui se divisent plusieurs fois ; les myxamibes résultant de cette multiplication fonctionnent comme gamètes et copulent deux à deux ; la myxamibe-zygote s'accroît ; son noyau prolifère et le plasmode se constitue ainsi peu à peu. Enfin, Maire et Tison déclarent (1909) ignorer l'instant auquel se produit, chez les Plasmodiophorales, la fécondation ; mais, d'après Cook et Schwartz (1930), les zoospores provenant de la métamorphose des myxamibes issues des spores, fonctionneraient comme gamètes chez *Plasmodiophora Brassicae*.

De toutes ces recherches sur le cycle sexuel des Myxomycètes, il résulte que, si le moment de la méiose paraît avoir été déterminé avec précision, il n'en est pas de même du moment de la fécondation. Peut-être, d'ailleurs, celui-ci est-il variable : le groupe des Myxomycètes comporterait ainsi des espèces haplobiontiques ou avec haplophase prépondérante (*Ceratiomyxa mucida*), des formes diplobiontiques (*Physarum didermoides*. *Reticularia Lycoperdon*, *Plasmodiophora Brassicae*) et, sans doute, des types intermédiaires entre ces extrêmes (*Didymium nigripes*, p. ex.). Cette diversité dans le mode d'alternance de générations et l'existence éventuelle de formes haplobiontiques constitueraient un argument décisif pour l'attribution, si discutée,

des Myxomycètes au Règne végétal ; c'est, en effet, un caractère essentiel du Règne animal de comporter *exclusivement* des êtres diplobiontiques.

L'ALTERNANCE DE GÉNÉRATIONS CHEZ LES ALGUES

On envisagera successivement les Phéophycées, les Rhodophycées, les Chlorophycées, enfin les Diatomées.

Phéophycées

Sous le nom de Phéophycées ou Algues brunes, on réunit un grand nombre de plantes ayant en commun certains caractères cyto-physiologiques : la cellule des Phéophycées possède, en effet, des chloroplastes dans lesquels la chlorophylle est masquée par un pigment carotinoïde brun (phycoxanthine) ; elle contient toujours des vacuoles spéciales à phloroglucotanoïdes (« globules de fucosane ») ; enfin, elle est constamment dépourvue d'amidon. Ces caractères généraux, dont l'importance paraît, d'ailleurs, être très grande, sont les seuls qui permettent d'envisager la classe des Phéophycées comme formant un groupe naturel; à ne considérer que la morphologie et la structure de l'appareil végétatif, ou les particularités de la reproduction et de l'alternance de générations,on serait conduit, au contraire, à repousser la notion de Phéophycées, et à démembrer cet ensemble d'Algues, tant sont grandes, de ces points de vue, les différences que l'on observe. En ce qui concerne l'alternance de générations, les Algues brunes sont encore très imcomplètement connues ; l'excellente mise au point de J. Bonnet (1914) est le témoignage du peu que l'on savait alors dans ce domaine ; depuis, grâce surtout à Sauvageau, les caractères essentiels du cycle vital ont été découverts et précisés dans de grands groupes d'Algues brunes ; mais les travaux comportant une étude cytologique, les seuls qu'il soit possible d'envisager ici, sont encore peu nombreux et, le plus souvent, incomplets : ils concernent des espèces appartenant aux ordres des Cutlériales, Ectocarpales, Tiloptéridales, Dictyotales, Laminariales et Fucales, qui seront successivement considérés dans cet exposé.

Cutlériales.

Les Cutlériales comprennent les deux genres *Zanardinia* (*Z. collaris*) et *Cutleria*, tous deux étudiés cytologiquement.

Zanardinia collaris possède un thalle présentant le forme de petites lames orbiculaires à bord fimbrié. Or, à la suite de recherches poursuivies à Naples, Reinke a fait connaître que certains de ces thalles produisent des sporanges uniloculaires formant chacun quatre zoospores, tandis que d'autres, identiques en apparence, produisent exclusivement des sporanges pluriloculaires, les uns à petites loges donnant naissance à des microgamètes, les autres à grandes loges formant des macrogamètes (cf. p. 705) ;

Reinke incline à admettre que ces deux catégories de thalles se succèdent, les spores issus des sporanges uniloculaires germant en thalles sexués, les œufs germant en thalles à sporanges uniloculaires. Yamanouchi a étudié, également à Naples, les caractères cytologiques de ces plantes (1911,1913) et a pu ainsi confirmer, en les précisant, les résultats obtenus par Reinke : les *Zanardinia* à sporanges uniloculaires possèdent 44 chromosomes ; ces sporanges eux-mêmes sont d'abord uninucléés; puis leur noyau subit deux divisions, dont la première, à la prophase de laquelle on remarque un synizesis et une diacinèse extrêmement nets, est évidemment hétérotypique. Les quatre spores ainsi formées sont donc haploïdes ; en germant, elles donnent naissance à des thalles sexués dont les mitoses présentent 22 chromosomes. Ces thalles sexués représentent, par conséquent, des gamétophytes, tandis que les thalles à sporanges uniloculaires sont des sporophytes ; on remarquera que tous ces thalles sont morphologiquement identiques : les deux phases ont donc importance égale ; on remarquera aussi que les thalles diploïdes vivent *séparés* des thalles haploïdes : premier cas de ce genre rencontré au cours de cet exposé.

Le cycle vital des *Cutleria* présente de nombreuses variations, partiellement attribuables à des phénomènes de parthénogenèse, et dont on trouvera l'exposé, qui serait ici déplacé, dans les articles de Bonnet (1914) et de Péchoutre (1916), ainsi que dans les ouvrages d'Oltmanns (1922-1923) et de Kniep (1928). On n'envisagera que le cas typique de *Cutleria multifida*, espèce dont le cycle vital a été définitivement établi, à Naples, par les recherches fondamentales de Yamanouchi (1912), confirmant et précisant les résultats antérieurement acquis (1879), dans la même station, par Falkenberg. *Cutleria multifida* est une grande Algue dressée présentant l'aspect de minces lanières abondamment ramifiées dans un plan ; elle possède 24 chromosomes et produit exclusivement des sporanges multiloculaires, générateurs des gamètes décrits p. 705. Or, en germant, les œufs formés par ces gamètes donnent naissance, ainsi que Falkenberg l'a, pour la première fois, démontré, non pas à un nouveau *Cutleria*, mais à une Algue d'aspect tout différent, offrant la forme d'une lame à contours irréguliers, plante connue antérieurement des algologues sous le nom d'*Aglaozonia parvula* : celle-ci possède 48 chromosomes et produit exclusivement des sporanges uniloculaires, d'abord uninucléés, puis donnant chacun naissance, à la suite d'une méiose bien caractérisée, à quatre zoospores. Enfin, ces zoospores à 24 chromosomes germent en nouveaux *Cutleria*. *Cutleria multifida* représente donc le gamétophyte de la plante dont *Aglaozonia parvula* est le sporophyte ; on remarquera que ces deux phases sont représentées, ici, par des appareils végétatifs, vivant séparément, comme chez *Zanardinia*, mais extrêmement dissemblables.

Ectocarpales.

L'étude cytologique du cycle vital des Ectocarpales, groupe très divers et complexe, est ébauchée grâce aux travaux de Margery Knight

et, notamment, à son mémoire sur *Pylaiella littoralis* (1923). Les thalles de cette Algue présentent l'aspect de filaments ramifiés ; les uns produisent exclusivement des sporanges pluriloculaires, tandis que d'autres, identiques, ne forment que des sporanges uniloculaires et d'autres encore, également pareils, portent à la fois des sporanges uniloculaires et des sporanges pluriloculaires. Or, ici comme chez les Cutlériales, les sporanges uniloculaires sont le siège d'une méiose : mais les quatre premiers noyaux haploïdes se multiplient de manière à donner naissance à de nombreuses zoospores ; les plantes pourvues de ces sporanges uniloculaires sont donc diploïdes : elles possèdent 18 (ou 20) chromosomes. Les zoospores haploïdes germent en plantes dans lesquelles on compte 9 (ou 10 chromosomes) et qui produisent exclusivement des sporanges pluriloculaires, formateurs d'isogamètes ; des œufs germent de nouvelles plantes diploïdes. L'alternance de générations constatée chez *Pylaiella* offre donc les mêmes caractères que chez *Zanardinia*. Il faut, toutefois, remarquer que certaines complications existent chez cette Ectocarpale : Knight a observé, en effet, dans certaines conditions, des plantes diploïdes pourvues de sporanges pluriloculaires diploïdes avec ou sans sporanges uniloculaires ; ces sporanges pluriloculaires diploïdes sont des organes de propagation, générateurs de zoospores qui germent sans jamais copuler.

Tiloptéridales.

Les Tiloptéridales constituent un petit groupe d'Algues brunes filamenteuses, possédant des éléments reproducteurs extrêmement différenciés. Une seule Tiloptéridale, *Haplospora globosa*, a fait l'objet de recherches cytologiques, de la part de Kylin (1917) et, surtout, de Nienburg (1923). *Haplospora globosa* porte, ainsi que le rappelle son nom générique, des sporanges dans lesquels se forme *une seule spore*, immobile et sphérique ; cette spore est d'abord uninucléée ; mais cet unique noyau subit bientôt deux divisions successives, dont la première est hétérotypique : les quatre noyaux fils résultant de cette méiose restent épars dans le cytoplasme sans qu'apparaisse aucun cloisonnement et c'est cette unique spore tétranucléée qui s'échappe du sporange. Or, on observe, mêlés aux *Haplospora*, dans de nombreuses stations, des plantes présentant un appareil végétatif identique, mais des organes reproducteurs très différents, plantes qui, pour cette raison, avaient été distinguées sous le nom de *Scaphospora speciosa* : ces organes reproducteurs sont, d'une part, des sporanges pluriloculaires, donnant naissance à de petits éléments flagellés, d'autre part des « monosporanges », formés latéralement sur les filaments végétatifs, et produisant chacun une grosse « spore » globuleuse ; cette « spore » est et reste uninucléée ; on la considère comme représentant une oosphère, tandis que les éléments flagellés nés dans les sporanges pluriloculaires seraient des spermatozoïdes ; *Scaphospora speciosa* serait ainsi le gamétophyte de la plante dont *Haplospora globosa* serait le sporophyte. Le cycle vital de cette Tiloptéridale paraît donc être constitué de deux phases d'égale étendue et indépendantes.

Dictyotales.

L'alternance de générations des Dictyotales est bien connue et a fait l'objet de nombreux travaux cytologiques. Dans les genres *Dictyota*, *Padina* et *Taonia*, on observe, pour chaque espèce, deux catégories d'individus, identiques morphologiquement, mais différents par les organes de reproduction qu'ils forment. Les uns produisent exclusivement des sporanges globuleux, dans chacun desquels naissent quatre spores ; ces sporanges étaient, primitivement, uninucléés ; mais ce noyau subit une méiose extrêmement nette, étudiée par Mottier (1900) et Williams (1906) chez *Dictyota dichotoma*, par Williams chez *Taonia atomaria* (1906), par Carter chez *Padina Pavonia* (1922). D'autres individus produisent des organes sexuels qui ont été décrits précédemment (p. 706). Ces individus sexués possèdent, dans toutes ces espèces, 16 chromosomes (12 chromosomes seulement chez *Padina Pavonia*, d'après Georgevitch, 1918) ; les individus tétrasporiques en possèdent 32. L'alternance des uns avec les autres est évidente. D'ailleurs, Hoyt a montré directement (1910) que les tétraspores donnent naissance, en germant, aux plantes sexuées, tandis que les œufs fécondés sont l'origine des plantes à tétraspores. Le sporophyte et le gamétophyte des Dictyotales sont donc d'égale étendue, morphologiquement identiques et vivent séparément.

Laminariales.

Les Laminariales (*Laminaria*, *Saccorhiza*, *Alaria*, etc...) sont de grandes Algues brunes comprenant des organes complexes (stipe, fronde, crampons), eux-mêmes constitués de tissus différenciés ; elles ont été considérées comme asexuées jusqu'à la découverte, par Sauvageau, en 1915, des organes sexuels de *Saccorhiza bulbosa* : ils apparaissent, non pas sur l'Algue de taille élevée que l'on connaissait jusqu'alors exclusivement, mais sur un minuscule appareil végétatif, constitué d'un filament plus ou moins ramifié, le *prothalle*, issu d'une zoospore née dans un des sporanges uniloculaires recouvrant les frondes de la plante principale. Celle-ci se forme à partir de l'œuf résultant du fonctionnement de ces gamètes. Sauvageau reconnaissait donc, chez *S. bulbosa*, l'existence de deux appareils végétatifs alternants, l'un, de grandes dimensions, producteur de sporanges uniloculaires, issu de l'œuf, correspondant évidemment au sporophyte ; l'autre, minuscule (prothalle), générateur de gamètes, issu d'une spore formée dans un sporange uniloculaire, représentant évidemment le gamétophyte. Sauvageau découvrit ensuite, de 1915 à 1918, une alternance de même type chez toutes les Laminaires des côtes de France. Ces résultats, exclusivement basés sur une méthode expérimentale (mise en culture de spores provenant des sporanges uniloculaires), ont été intégralement vérifiés et étendus à d'autres espèces de Laminariales, par Kuckuck, Kylin, Williams, Ikari, Myers, etc..., mais n'ont pas été soumis à une épreuve cytologique complète (Williams a observé la caryogamie dans l'œuf fécondé) ;

cette étude ne ferait sans doute, d'ailleurs, que confirmer les conclusions des recherches expérimentales. En effet, *Chorda filum*, grande Algue brune dont le thalle offre l'aspect de longs cordons non ramifiés, dont la sexualité était ignorée et la position systématique incertaine, a été reconnue, par KYLIN (1918), comme présentant le même cycle vital que les Laminaires ; cette Algue est donc une Laminariale ; or, ses caractères cytologiques ont été bien étudiés et KYLIN a montré, notamment, que la première division intervenant dans les sporanges uniloculaires qui recouvrent les grands thalles en forme de cordons (sporanges évidemment homologues des sporanges uniloculaires qui revêtent la surface des Laminaires), est *hétérotypique*.

L'alternance de générations offre donc, chez les Laminariales, un caractère jamais encore rencontré chez les Algues : le sporophyte, appareil végétatif présentant une structure histologique complexe, est constamment beaucoup plus étendu que le gamétophyte, réduit à l'état d'un minuscule prothalle filamenteux ; l'un et l'autre vivent encore séparément. Dans les groupes qui vont être envisagés maintenant, on constatera une réduction plus marquée encore du gamétophyte, lequel cessera, en outre, d'avoir une existence indépendante.

Fucales.

Les Fucales (*Fucus*, *Ascophyllum*, *Sargassum*, *Cystoseira*, etc...) sont de grandes Algues que leurs caractères morphologiques et leur structure histologique complexes permettent de considérer comme très évoluées ; ce sont, du point de vue cytologique, les plus anciennement et les mieux connues de toutes les Phéophycées. Les organes sexuels des Fucales ont été précédemment décrits (cf. p. 705) ; les oogones et les anthéridies sont primitivement uninucléés ; puis le noyau unique se divise : on compte, dans l'oogone, trois séries successives de mitoses et six séries dans l'anthéridie ; chacun des huit noyaux ainsi formés dans le gamétange femelle devient le centre d'une oosphère (*Fucus*) ; ou bien, quatre (type *Ascophyllum*), six (type *Pelvetia*), sept (type *Cystoseira-Sargassum*, le plus répandu) noyaux sont rejetés dans les membranes qui entourent l'oogone ; les quatre ou deux noyaux, ou l'unique noyau restant, deviennent alors chacun le centre d'une oosphère ; dans l'anthéridie, chacun des 64 noyaux est utilisé à la formation d'un spermatozoïde. Or, les travaux de FARMER et WILLIAMS (1897-1898), de STRASBURGER (1897), de YAMANOUCHI (1909), ont prouvé que *les deux premières mitoses de l'oogone et de l'anthéridie sont méiotiques*. L'haplophase est donc extrêmement courte : elle est réduite aux gamètes (et aux noyaux surnuméraires de l'oogone) ; *les Fucales sont*, par conséquent, *des Algues diplobiontiques*.

L'étude de l'alternance de générations chez les Phéophycées permet donc de reconnaître, dans ce groupe comme dans ceux précédemment étudiés, la tendance du sporophyte à prédominer sur le gamétophyte, tendance manifestement plus accentuée, dans l'ensemble, qu'il s'agit de groupes plus évolués du point de vue de l'organisation générale.

Rhodophycées.

Les Rhodophycées appartenant aux groupes des Bangiales et des Némaliacées sont, ainsi qu'on l'a indiqué plus haut, haplobiontiques. Toutes les autres Rhodophycées présentent en commun un mode tout différent d'alternance de générations. Ces Algues sont pourvues, en effet, d'un type d'organes reproducteurs que l'on chercherait en vain chez les Rhodophycées haplobiontiques : les *tétrasporanges*, dans chacun desquels, se forment, en effet, quatre spores (fig. 310). Or, ces tétrasporanges ne sont formés, sauf dans des cas exceptionnels, que par des individus dépourvus d'organes sexuels et, réciproquement, les individus sexués ne produisent pas de tétrasporanges. Cette alternance entre plantes à tétraspores et plantes sexuées a été prouvée expérimentalement par Lewis (1912) pour *Griffithsia Bornetiana* et *Dasya elegans* ; elle est l'expression même de l'alternance de générations. Dès 1906, Yamanouchi a montré, en effet, par l'étude cytologique de *Polysiphonia violacea*, que les quatre spores naissent à la suite d'une méiose parfaitement caractérisée : au moment de la prophase, le noyau primitif du tétrasporange présente un synizesis, puis une diacinèse avec 40 chromosomes associés en 20 gemini ; les plantes sexuées possèdent précisément 20 chromosomes. Les recherches ultérieures de Lewis sur *Griffithsia Bornetiana* (1909), de Svedelius sur *Delesseria sanguinea* (1911) et *Nitophyllum punctatum* (1914), de Kylin sur *Rhodomela virgata* (1914), *Griffithsia corallina* (1916), *Polysiphonia nigrescens. Cystoclonium purpurescens* et *Chylocladia kaliformis* (1923), de Yamanouchi sur *Corallina officinalis* (1921), ont permis d'étendre à toutes ces espèces les conclusions annoncées par Yamanouchi en 1906. Il semble donc possible d'admettre que toutes les Rhodophycées à tétraspores présentent une alternance de générations de même type que celle reconnue chez les Dictyotales : un sporophyte et un gamétophyte, morphologiquement identiques (1), donc tous deux de même étendue, vivant séparés et se succédant régulièrement.

Chlorophycées.

On sait que de nombreuses Chlorophycées inférieures sont haplobiontiques (cf. p. 816) et, pendant très longtemps, on a supposé que toutes les plantes de ce groupe présentaient ce même caractère. Des recherches récentes démontrent qu'il n'en est nullement ainsi.

Une tendance à l'acquisition d'un sporophyte est déjà manifeste chez certaines Protococcales telles que *Chlorochytrium Lemnae*, étudiée par Kurssanow et Schemakhanova (1927). Les gamètes de cette Algue, mobiles, se confondent en un zygote, également mobile, qui pénètre dans la

1. Cette règle comporte, toutefois, une exception au moins : *Phyllophora Brodiaei*, du groupe des Gigartinacées, représente exclusivement des gamétophytes ; ceux-ci offrent l'aspect de lames ramifiées et mènent une vie libre ; or, les œufs formés par les gamètes de *P. Brodiaei* germent en tétrasporophytes *parasites* sur d'autres Rhodophycées, à la surface desquelles ils forment des coussinets plus ou moins volumineux ; ces plantes parasites, dont les tétraspores reproduisent *Phyllophora Brodiaei* étaient considérées, jusqu'à une date récente, comme constituant un genre autonome (*Actinococcus*).

feuille de *Lemna* et s'y installe à l'état de cellule végétative ; au bout d'un temps plus ou moins long, le noyau de cette cellule — qui n'est autre que le noyau de fusion du zygote — subit deux divisions successives, présentant les caractères typiques d'une méiose ; puis les quatre noyaux-fils se multiplient de manière à devenir le point de départ de kystes à l'intérieur desquels se forment les gamètes. Cette plante est donc encore haplobiontique ; mais, ainsi que le remarque Schussnig (1930), la diplophase, limitée, dans l'espace, à une seule cellule, est très étendue dans le temps : l'unique, cellule diploïde est, en même temps, l'unique cellule végétative de l'Algue ; l'haplophase est strictement limitée aux éléments reproducteurs.

Chez *Enteromorpha* et *Ulva* existe, d'après les travaux de Föyn (1929) et de M. Hartmann (1929), une alternance de générations comparable à celle des Dictyotales et de la plupart des Rhodophycées. Ces Algues comportent des individus diploïdes et haploïdes morphologiquement identiques ; les premiers produisent des zoosporanges, à l'intérieur desquels a lieu la méiose ; les zoospores haploïdes ainsi formées germent directement et donnent naissance à des plantes productrices de zoospores sexuées, destinées à copuler. Des zygotes, naissent de nouveaux individus diploïdes.

Tels sont également, d'après les importants travaux de Schussnig (1928, 1929, 1930), les caractères de l'alternance des générations chez de nombreuses espèces, marines et d'eau douce, de *Cladophora*. La réduction chromatique a lieu, chez ces Algues, dans les articles sporogènes de certains individus, et non, comme on le croyait auparavant, au moment de la germination des zygotes. Les zoospores haploïdes ainsi formées germent directement et donnent naissance à des plantes sexuées qu'aucun caractère morphologique ne distingue des plantes diploïdes ; seules, peuvent copuler les zoospores produites par les individus haploïdes. Föyn a confirmé ces résultats (1929) et M. Hartmann, la même année, a décrit le même type d'alternance chez une autre Cladophoracée : *Chætomorpha aerea* ; les individus de cette espèce, nés de zoospores germées directement, possèdent 10 chromosomes ; les individus nés de zygotes en présentent normalement 20. Mais étendre cette conclusion à toutes les Cladophoracées, ou même seulement à toutes les *Cladophora* serait sans doute s'exposer à des démentis, car, tout récemment, une élève de Schussnig, Mlle Hedi List, a observé que chez *Cladophora glomerata*, la méiose précède immédiatement la formation des gamètes ; les zoospores naissent, au contraire, à la suite de divisions exclusivement végétatives, et cette Algue doit être considérée comme diplobiontique. Ce n'est pas la première fois que l'on signale, dans un groupe systématique nettement limité, des types très différents d'alternance (cf. p. 827 et p. 831).

Dès 1914, Bonnet remarquait que « toutes les Algues où le zygote germe sans se diviser et qui ne forment que des gamètes, peuvent préalablement être versées dans le même groupe que les Fucacées et Diatomées benthiques » c'est-à-dire peuvent être considérées comme diplobiontiques ; pour cette raison, Bonnet suggérait d'interpréter comme telles un certain nombre de Siphonocladales : *Dasycladus*, *Acetabularia*, *Neomeris*, *Bor-*

netella et *Botryophora*, et les Siphonales de la famille des Codiacées. Or, de récentes recherches tendent à confirmer les prévisions de Bonnet.

Il s'agit d'abord des travaux de May M. Williams (1925) sur *Codium tomentosum*. Les gamétanges de cette Algue contiennent primitivement de nombreux noyaux, dont quelques-uns ne tardent pas à disparaître ; puis chacun de ceux qui subsistent subit une mitose hétérotypique très nette avec figures de synizesis et de diacinèse, ces dernières présentant 10 gemini ; chacun des deux noyaux-fils est ensuite divisé une fois, avec formation de 10 chromosomes ; ce sont les noyaux de ces tétrades qui sont affectés aux gamètes. Quant aux mitoses de l'appareil végétatif, elles s'effectuent avec 20 chromosomes. *Codium tomentosum* est donc, si ces résultats sont exacts, une Algue diplobiontique.

Schussnig a, d'ailleurs, vérifié chez *Codium elongatum* les observations de Miss Williams et l'étude d'*Acetabularia Wettsteini* lui a permis d'établir les faits suivants : chez cette Algue, la méiose se produit dans les kystes qui donnent naissance aux gamètes ; cette plante paraît donc également diplobiontique.

Diatomées

On sait (cf. p. 368 et p. 735) que les Diatomées comprennent deux groupes naturels très distincts : les *Centricae*, symétriques par rapport à un axe et presque toutes planktoniques ; les *Pinnatae*, symétriques par rapport à un plan et benthiques. Ce que l'on sait des gamètes et de la fécondation des Diatomées a été précédemment indiqué (cf. p. 735 et p. 751). Il reste donc, pour connaître le mode d'alternance des générations chez ces Algues, à déterminer le moment et le lieu de la méiose. On envisagera successivement à ce point de vue les *Centricae*, puis les *Pinnatae*.

Centricae.

Les premières données relatives à la méiose des *Centricae* ont été apportées par Karsten (1904), à la suite de recherches sur *Corethron Valdiviae* ; d'après ce savant, le noyau de fusion de l'œuf subirait deux divisions réductrices ; puis un clivage du cytoplasma de cet œuf à quatre noyaux déterminerait la séparation de deux nouveaux individus de *Corethron*, d'abord binucléés chacun, mais bientôt uninucléés par résorption de l'un des noyaux. Si ces données avaient été exactes, *Corethron Valdiviae* (et sans doute de nombreuses autres Diatomées planktoniques) serait un organisme haplobiontique ; c'est ce que l'on a admis, en principe, jusqu'à une date très récente.

Mais, en 1923, Schmidt, étudiant le développement de l'œuf de *Melosira varians*, n'observe aucun indice duquel on puisse conclure que les premières divisions nucléaires seraient méiotiques. Le même auteur a cru réussir, plus tard (1927) à compter les chromosomes, chez *Biddulphia sinensis*, dans les mitoses des cellules végétatives et dans celles donnant naissance aux microspores : les premières présenteraient quatre chromosomes ; les autres deux seulement ; les cellules végétatives seraient donc diploïdes par

rapport aux microspores ; par conséquent, la réduction chromatique n'aurait certainement pas lieu, chez *Biddulphia*, à la germination de l'œuf, comme KARSTEN avait cru l'observer chez *Corethron* ; et si la méiose n'a pas lieu dans l'œuf, elle ne peut guère intervenir, puisque ces Diatomées ne présentent pas d'autres organes reproducteurs, que dans la cellule où vont naître les microspores. Enfin, en 1928, HOFKER a confirmé, par l'étude de *Coscinodiscus biconicus*, les principaux résultats annoncés par SCHMIDT. *Les Diatomées planktoniques seraient ainsi diplobiontiques.*

Telle est aussi la conclusion des recherches, plus récentes (1929), de PERSIDSKY sur *Chaetoceras boreale* et *Ch. densum*. Mais cet auteur n'admet pas que la méiose précède immédiatement la formation des microspores ; parfaitement reconnaissable grâce aux images, très nettes, du synizesis et de la diacinèse, elle aurait lieu dans des cellules végétatives d'apparence banale. Des quatre noyaux résultant du couple de divisions réductrices successives, deux dégénèrent ; les deux autres se fusionnent (autogamie) et l'œuf ainsi formé devient une auxospore. Les microspores, dont la genèse n'est accompagnée d'aucun processus pouvant être considéré comme méiotique, sont des éléments de multiplication asexuée. Le cycle vital des *Chaetoceras*, Algues exclusivement diplobiontiques, serait donc très analogue à celui des Diatomées benthiques ; mais il faut souligner, comme l'a fait GEITLER (1931), qu'il ne s'agit pas là d'une conclusion démontrée: les travaux de SCHMIDT sont, en effet, très critiquables à de nombreux points de vue, et ceux de HOFKER et de PERSIDSKY comportent encore de sérieuses lacunes.

Pinnatae.

Le cycle vital des Diatomées benthiques est, au contraire, connu avec certitude. Dans une longue série de recherches, publiées de 1896 à 1899, KARSTEN a décrit les processus cytologiques qui se déroulent au moment de la formation des éléments sexuels ; chez toutes les espèces étudiées (*Rhopalodia gibba*, *Brebissonia Boeckii*, *Achnanthes*, *Nitzchia*, etc...), le noyau de chaque individu gamétogène subit deux divisions successives ; la destinée des quatre noyaux ainsi formés présente, suivant les espèces, des variations qui ont été décrites dans un autre chapitre (cf. p. 736) ; dans tous les cas, ceux de ces quatre noyaux qui ne dégénèrent pas sont affectés aux gamètes. Or, ces deux divisions successives sont *méiotiques* : STRASBURGER le déduisait, dès 1897, des descriptions de KARSTEN ; KARSTEN à son tour, l'admettait en 1899, bien que n'ayant pas encore obtenu d'images absolument démonstratives. Enfin, les travaux récents, et notamment ceux de KARSTEN (1912) et de GEITLER (1927) ont apporté toutes les preuves cytologiques désirables de ce caractère méiotique des deux mitoses gamétogènes. Par conséquent, les Diatomées benthiques sont *diplobiontiques*, comme les Animaux, et, notamment, comme les Infusoires avec lesquels certaines d'entre elles présentent les remarquables analogies cytologiques relevées plus haut (p. 753).

L'ALTERNANCE DE GÉNÉRATIONS CHEZ LES ARCHÉGONIATES

L'alternance de générations des Archégoniates (Bryophytes, Ptéridophytes, Gymnospermes et Angiospermes) a été expliquée, dans ses grandes lignes, pour la première fois, par STRASBURGER, dans le mémoire même par lequel ce savant donnait, sur la base des récentes découvertes cytologiques, la définition moderne de l'alternance ; celle-ci est, en effet, chez les Archégoniates, particulièrement évidente, si évidente que, dès le début, elle a été enseignée comme une des notions fondamentales élémentaires de la Botanique. Il est donc inutile d'insister ici sur des faits connus de tous ; on ne fera que les rappeler en détail en dégageant nettement leur signification.

BRYOPHYTES.

Chez les Bryophytes, les cellules-mères des tétraspores, siège de la réduction chromatique, sont situées dans le *sporogone*, organe toujours attaché à l'appareil végétatif et résultant du développement *in situ* de l'œuf fécondé. Le sporogone correspond donc au sporophyte ; les spores formées dans le sporogone sont les tétraspores, premières cellules haploïdes ; ces dernières, en germant, reproduisent des appareils végétatifs sexués, lesquels répondent, par conséquent, au gamétophyte. L'importance du sporogone, c'est-à-dire du sporophyte, varie suivant les groupes de Bryophytes. Chez les plus inférieures des Hépatiques de l'ordre des Marchantiales (*Riccia*, *Marchantia*), le sporogone, dont la structure est très simple, est de taille fort petite et reste inclus, à maturité, dans l'enveloppe accrescente de l'archégone ; d'une manière plus générale, le sporogone des Hépatiques, dépourvu de columelle, consistant en un sac sporifère porté sur un pédicelle plus ou moins long, est plus simple que celui des Mousses, organe assez différencié histologiquement. Une tendance à l'accroissement du sporophyte est donc manifeste dans l'ensemble du groupe des Bryophytes.

PTÉRIDOPHYTES.

Chez les Ptéridophytes, les cellules-mères des tétraspores sont situées dans des sporanges formés par la prolifération de certaines cellules des feuilles ; elles y sont entourées d'une assise de *cellules nourricières* destinées à disparaître au profit des tétraspores en voie de formation ; celles-ci, en germant, donnent naissance à un *prothalle* toujours très petit, sur lequel apparaissent les organes sexuels ; de l'œuf fécondé, dérive l'appareil végétatif avec racines, tiges et feuilles, organes très différenciés histologiquement. Cet appareil végétatif correspond ainsi au sporophyte et le prothalle au gamétophyte ; le cycle vital des Ptéridophytes est donc très comparable à celui des Laminariales : dans ces deux groupes, le sporophyte est incomparablement plus développé et différencié que le gamétophyte ; le premier

est un appareil végétatif avec tissus conducteur, assimilateur, de réserve, etc... ; le second, indépendant du premier, est un thalle minuscule (prothalle). Mais, de même que, dans l'étude de l'ensemble des Bryophytes, on discerne une tendance à l'accroissement du sporophyte, dans l'étude de l'ensemble des Ptéridophytes, on constate une tendance à l'amoindrissement du gamétophyte.

Chez les Eufilicinées, par exemple, le prothalle petite lame orbiculaire, ovoïde ou cordiforme, pourvue d'une échancrure au niveau de laquelle sont localisées les archégones, peut atteindre, dans certaines espèces, des dimensions relativement élevées ; toutes ses cellules contiennent de la chlorophylle, de sorte que ce minuscule organisme peut vivre d'une manière parfaitement autonome. Chez les *Lycopodium*, les prothalles sont moins volumineux et de forme cylindroïde ; ils vivent dans le sol, en symbiose avec des Champignons, et sont dépourvus de chlorophylle. Mais c'est chez les Hydroptéridinées et, surtout, chez les Sélaginelles, que la réduction des prothalles atteint le maximum ; il s'agit ici de Ptéridophytes très évoluées, qualifiées d'*hétérosporées*, parce que leurs tétraspores sont dimorphes : les unes, de petite taille, appelées *microspores*, germent en prothalles exclusivement porteurs d'anthéridies, c'est-à-dire mâles ; les autres, de grande taille, appelées *mégaspores*, germent en prothalles exclusivement générateurs d'archégones, c'est-à-dire femelles. Pour bien apprécier le caractère réduit de ces prothalles, il suffit de considérer ceux des Sélaginelles ; chez les Sélaginelles, les prothalles ne sont pas, comme chez les Fougères, des organismes autonomes, infiniment plus volumineux que les spores desquelles ils dérivent ; ils consistent en un petit massif de cellules peu nombreuses, dépourvues de chlorophylle, massif qui reste,en grande partie, inclus dans la membrane de la spore : cette membrane, sous la pression due à une faible prolifération des cellules formées aux dépens du contenu protoplasmique qu'elle enveloppe, se déchire en un point, au niveau duquel le prothalle dénudé produit les archégones ou laisse échapper les spermatozoïdes. Les prothalles mâles, constitués dans les microspores, sont extrêmement petits ; le schéma ci-dessous (fig. 386, 2) représente leurs divers éléments et met en évidence leurs homologies avec les prothalles

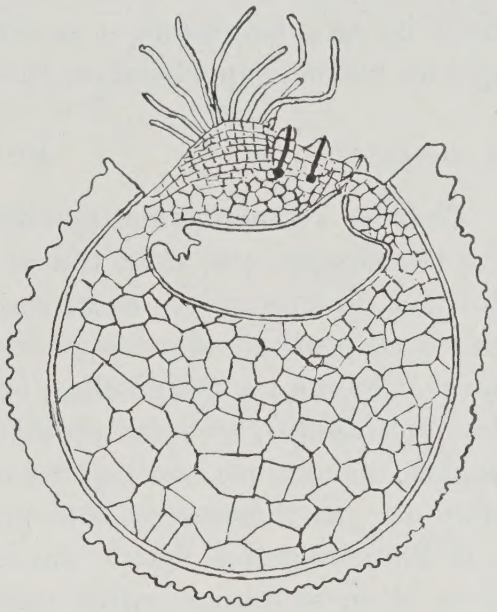


FIG. 385. — Prothalle femelle de *Selaginella selaginoides*, vu en coupe longitudinale. Le prothalle, en grande partie inclus dans l'enveloppe épaisse et verruqueuse, de la tétraspore, comprend deux parties : une région supérieure (correspondant à l'ouverture dans la paroi de la spore), pilifère, constituée de petites cellules et contenant trois archégones, dont l'un, fécondé, a été le point de départ d'un embryon. Une région inférieure, occupant presque tout le volume de la spore, faite de grandes cellules et dans laquelle l'embryon est largement inclus (d'après BRUCHMANN).

d'une Eufilicinée : les cellules stériles entourant les cellules spermatogènes peuvent être considérées comme homologues des cellules pariétales de l'anthéridie d'*Aneimia* ; la minuscule cellule biconcave *pr* est le seul vestige de toute la partie végétative du prothalle des Eufilicinées ; ces prothalles mâles des Sélaginelles correspondraient donc essentiellement à une anthéridie portée par une seule cellule végétative. Les prothalles femelles, formés dans les mégaspores, sont évidemment plus volumineux : ils comprennent (fig. 385) de nombreuses cellules végétatives dont les unes, situées dans la profondeur de la spore, sont différenciées dans un sens trophique et serviront à la nutrition de l'embryon, tandis que les autres, superficielles, entourent les archégones.

Phanérogames.

Chez les Phanérogames,une disposition entièrement nouvelle est réalisée : les tétraspores qui, chez toutes les Bryophytes et Ptéridophytes, se détachent du sporophyte et germent dans le sol, demeurent et donnent naissance au prothalle,dans la plante-mère, au lieu même où elles se sont formées. Comme les Sélaginelles, toutes les Phanérogames sont hétérosporées; les microspores, appelées *grains de pollen*, sont constituées dans des sporanges, dénommés *sacs polliniques*, formés sur des feuilles spécialisées ou *étamines* ; les mégaspores sont produites dans l'intimité d'un organe spécial aux Phanérogames, l'*ovule*, dans lequel il est difficile de retrouver les caractères d'un sporange ; enfin, comme chez les Ptéridophytes, toutes ces tétraspores se constituent au sein d'une enveloppe de cellules-nourricières qui disparaissent à leur profit. Des micro- et mégaspores, naissent des prothalles dont les caractères peuvent varier grandement suivant les groupes ; aussi faut-il étudier séparément ces caractères, pour les prothalles mâles, puis pour les prothalles femelles, dans toute la série des Phanérogames.

Prothalles mâles.

Les prothalles mâles se constituent à l'intérieur des microspores (grains de pollen), avant la germination de celles-ci, par division de leur noyau haploïde, puis cloisonnement du cytoplasme entre les noyaux-fils ainsi formés.

Chez les Gymnospermes, les moins évoluées des Phanérogames, les prothalles mâles offrent des caractères d'un grand intérêt.

Chez les Cycadales, le *Ginkgo*, les Araucarinées, les Abiétinées, les *Ephedra*, les prothalles mâles rappellent beaucoup ceux des Sélaginelles. La fig. 386 établit les homologies entre un grain de pollen mûr de *Dioon* et une spore germée de Sélaginelle ; on y voit que ce grain de pollen (fig. 386, *3*) comprend quatre cellules : la cellule *pr* peut être considérée comme homologue de la cellule végétative unique, ou cellule prothallienne, des Sélaginelles ; la cellule *cs* peut être considérée comme homologue de la cellule basale de la paroi anthéridienne des Sélaginelles et la vaste cellule en forme de cloche, *c.cl*, cellule aux dépens de laquelle se constituera, plus tard,

le tube pollinique ramifié, comme homologue des trois autres cellules de cette paroi; enfin, comprise entre les cellules *cs* et *c.cl*, est la cellule-mère des

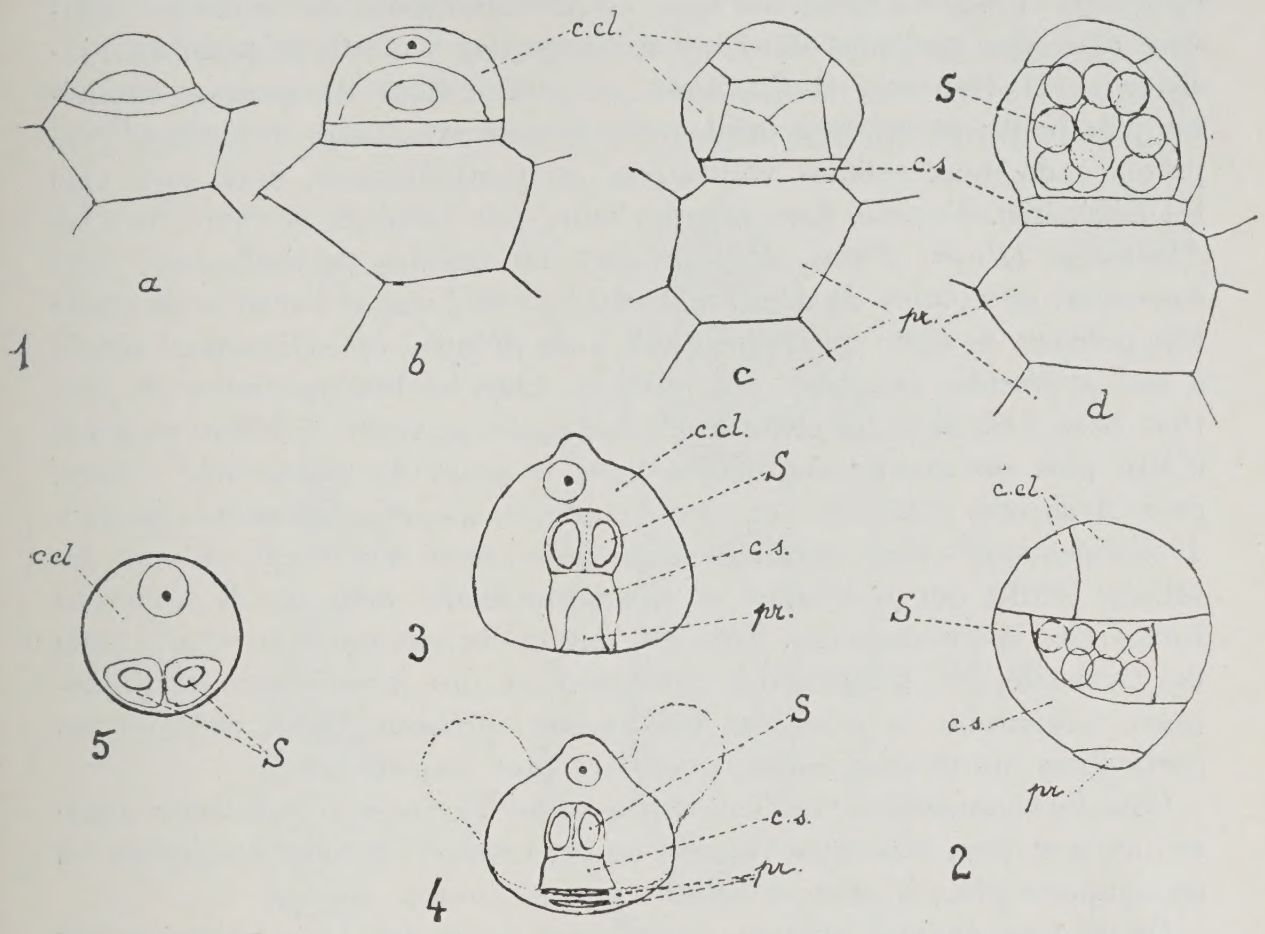


FIG. 386. — Schéma indiquant les homologies de l'anthéridie d'une Fougère avec les prothalles mâles des Sélaginelles et des Phanérogames. — 1. Développement de l'anthéridie d'*Aneimia hirta* (Eufilicinée Schizéacée ; d'après SADEBECK) : l'enveloppe de l'anthéridie mûre (1 *d*) comporte des cellules disposées *en cloche* sur une *cellule-support* (*c. s.*) par laquelle le gamétange est attaché aux éléments végétatifs du prothalle (*pr.*). Remarquer que la cellule-support reste indivise depuis le début (1 *a*) du développement de l'anthéridie ; les cellules de la cloche résultent, au contraire, du cloisonnement d'une cellule primitivement unique (*c. cl.*), mais déjà en forme de cloche (1 *a*, 1 *b*). — 2. Prothalle mâle de *Selaginella Martensii* (d'après BELAJEFF). Ce prothalle comporte une seule cellule végétative prothallienne (*pr.*), de forme lenticulaire (interprétée souvent comme représentant une rhizoïde rudimentaire), supportant une anthéridie ; la constitution de celle-ci, avec la cellule-support (*c. s.*) et les autres cellules pariétales (*c. cl.*) est essentiellement la même que celle de l'anthéridie d'une Fougère. — 3. Prothalle mâle de *Dioon edule* (interprété d'après des figures de CHAMBERLAIN), comportant une seule cellule végétative prothallienne (*pr.*) supportant une anthéridie très simplifiée : celle-ci se compose, en effet, d'une cellule-support (*c. s.*) surmontée d'*une seule* cellule pariétale (*c. cl.*) en forme de cloche (comparable à la cellule pariétale en cloche d'une très jeune anthéridie d'*Aneimia*). Deux spermatozoïdes (*S*) seulement sont formés dans la cellule spermatogène comprise entre la cellule en cloche et la cellule-support. — 4. Prothalle mâle de *Pinus Laricio* (interprété d'après des figures de CHAMBERLAIN), comportant *deux* cellules prothalliennes nécrosées et réduites à l'état d'écailles (*pr.*) ; ces deux cellules sont surmontées d'une anthéridie identique à celle de *Dioon*. — 5. Prothalle mâle d'une Angiosperme, comportant exclusivement deux spermatozoïdes (*S*), issus de la division d'une cellule spermatogène (génératrice) et surmontés d'une grande cellule (cellule végétative), à partir de laquelle se constituera le tube pollinique, cellule homologue de la cellule en cloche des Gymnospermes et d'*Aneimia*.

spermatozoïdes qui ne seront formés, chez *Dioon*, qu'au nombre de deux. Ce prothalle mâle de *Dioon* paraît donc, comme celui des Sélaginelles,

correspondre essentiellement à une anthéridie portée par une cellule végétative unique ; mais cette anthéridie de *Dioon* est très simplifiée : sa paroi n'est constituée que de deux cellules et les spermatozoïdes sont également réduits à deux. Ce type de prothalle mâle est répandu, souvent avec des variantes de détail sur lesquelles il n'est pas possible d'insister ici (Cf. COULTER et CHAMBERLAIN, 1928), dans les groupes énumérés plus haut ; on relèvera seulement que, chez *Ginkgo*, on constate la présence de deux cellules végétatives ou prothalliennes, dont une, très tôt dégénérée, n'existe, dans le grain mûr, qu'à l'état de vestige ; chez les Abiétinées (*Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*), les cellules prothalliennes sont également au nombre de deux, mais dégénèrent l'une et l'autre à un stade très précoce, de sorte que le prothalle mâle définitif est strictement réduit à une anthéridie simplifiée (fig. 386, *4*). Chez les Podocarpinées et, surtout, chez *Araucaria*, les cellules prothalliennes peuvent proliférer au point d'être plus ou moins nombreuses dans le grain de pollen mûr : ainsi, chez *Araucaria Bidwillii*, on peut compter, d'après LOPRIORE, jusqu'à 15 cellules végétatives prothalliennes. Enfin, chez *Microcycas*, ce sont les cellules fertiles qui prolifèrent et chaque prothalle mâle de *M. calocoma* forme seize spermatozoïdes. Tous ces faits montrent que le prothalle mâle des Cycadales, du *Gingko*, des Abiétinées et des Araucarinées, typiquement comparable à celui des Sélaginelles, présente, dans certains cas particuliers, un développement peut-être plus considérable.

Chez les Cupressinées, les Taxodinées et les Taxinées, le prothalle mâle est, au contraire, réduit par rapport au type réalisé chez les Sélaginelles : il ne comporte plus, en effet, de cellules prothalliennes.

On est ainsi conduit au type réalisé *chez toutes les Angiospermes* : chez toutes, le prothalle mâle est réduit à deux cellules, l'une *génératrice* des deux spermatozoïdes, l'autre, *végétative*, aux dépens de laquelle se constitue le tube pollinique ; la cellule-support elle-même n'existe plus chez ces plantes (fig. 386, *5*).

Prothalles femelles.

Les prothalles femelles se développent à l'intérieur des mégaspores, dans l'intimité du nucelle, massif parenchymateux qui, avec le ou les téguments dont il est recouvert, constitue l'ovule. Les prothalles femelles répondent à des types beaucoup plus variés que les prothalles mâles.

Gymnospermes.

Chez les Gymnospermes, une cellule-mère (*Pinus*, etc...) ou plusieurs cellules-mères de mégaspores (*Sequoia*, *Cryptomeria*, *Gnetum*, etc...) sont différenciées dans le nucelle de l'ovule encore très jeune ; le noyau de chacune d'entre elles subit deux divisions réductrices et chacun des quatre noyaux-fils (fig. 387, *1*) est, lorsqu'il ne dégénère pas, affecté à une mégaspore ; quand plusieurs mégaspores sont formées (jusqu'à 12-16 chez *Cryptomeria*, par ex.), elles dégénèrent à l'exception d'une seule, ou bien subsistent toutes et, souvent après s'être entourées d'une membrane

cutinisée — vestige manifeste de leur état ancestral de vie libre —, germent à l'intérieur du nucelle ; dans tous les cas, un seul prothalle parvient à complet développement ; les autres dégénèrent et disparaissent plus ou moins précocement.

La germination de la mégaspore, c'est-à-dire le développement de son contenu en prothalle femelle présente sensiblement les mêmes caractères chez la plupart des Gymnospermes. Le noyau, primitivement unique, se

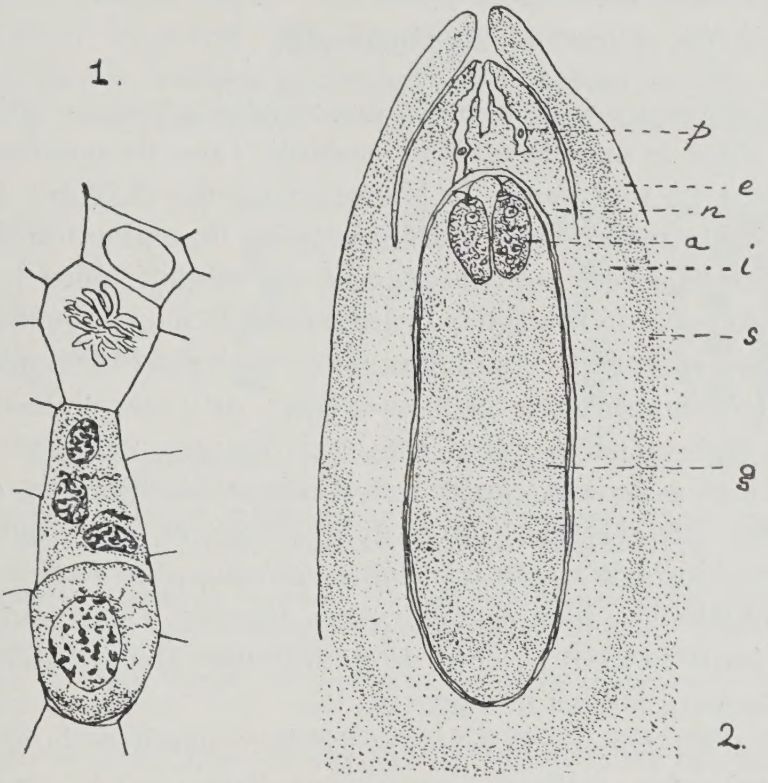


FIG. 387. — 1, Tétrade linéaire, résultant des deux divisions réductrices d'une cellule-mère, dans le nucelle de *Pinus Laricio* : des quatre cellules de la tétrade, les trois supérieures sont en voie de désintégration ; la cellule inférieure grandit et va devenir mégaspore. — 2, Coupe longitudinale d'un ovule presque mûr de *Pinus Laricio* : le gamétophyte (*g*), issu de la mégaspore, est entièrement développé et présente deux archégones (*a*) à sa partie supérieure ; *n*, nucelle ; *p*, tubes polliniques traversant le nucelle et se dirigeant vers les archégones ; *e*, *s*, *i*, diverses couches (*e*, couche externe, molle ; *s*, couche moyenne, dure ; *i*, couche interne, molle) de l'enveloppe ovulaire (d'après COULTER et CHAMBERLAIN, 1928).

multiplie un grand nombre de fois, par caryocinèse, sans qu'apparaissent de cloisons dans le cytoplasme ; ainsi se forme une masse cénocytique, généralement disposée à l'état d'une couche mince revêtant la paroi, très accrue en surface, de la mégaspore, et enveloppant une grande vacuole. Ce stade cénocytique dure jusqu'à ce que le nombre des noyaux libres soit approximativement de 256 ; alors, sans que cessent les caryocinèses, commence le cloisonnement du cytoplasma ; des éléments plurinucléés, puis uninucléés sont ainsi formés, qui prolifèrent et ne tardent pas à combler la grande cavité qu'entourait la couche cénocytique. Le prothalle femelle est alors un massif de très nombreuses cellules ; ses dimensions sont relativement élevées (ce prothalle est, chez *Pinus Pinaster*, par exemple, un ovoïde

long de 5 mm. sur 2 mm.) ; il est toujours parfaitement isolé, soit par sa membrane, soit par un intervalle plus ou moins large, du parenchyme nucellaire ambiant et peut-être énucléé avec la plus grande facilité ; c'est à ce moment que se différencient les archégones au voisinage du pôle micropylaire de ce gamétophyte (fig. 387, *2*). Les processus qui viennent d'être décrits sont très généraux, tout en comportant, dans certaines espèces, quelques variantes de détail sur lesquelles il n'est pas possible d'insister.

Angiospermes.

Chez les Angiospermes, le nombre des cellules-mères des mégaspores qui apparaissent dans le nucelle est très variable. Chez de nombreuses Dicotylédones et dans un seul genre de Monocotylédones (*Lilium*), plusieurs cellules-mères sont formées ; cette pluralité atteint un maximum chez les Rosacées, les Renonculacées, les Amentacées et, surtout, chez les *Casuarina*, plantes singulières à de multiples égards, dont le nucelle jeune contient un véritable « tissu sporogène », comparable à celui des Ptéridophytes, constitué par de très nombreuses cellules-mères ; de ces cellules-mères, toutes avortent en règle générale, sauf une, qui donnera naissance aux tétraspores ; chez les Casuarines, cependant, plusieurs fonctionnent et produisent des tétraspores qui germent : on peut observer, en effet, dans le nucelle de ces plantes, jusqu'à vingt prothalles développés (Treub, Frye) ; un seul de ces prothalles, bien entendu, sera fécondé. Chez toutes les Monocotylédones (sauf *Lilium*) et chez de nombreuses Dicotylédones, une seule cellule-mère apparaît dans le nucelle.

La formation du gamétophyte, ou prothalle, à partir de la cellule-mère ne nécessite jamais plus, suivant la remarque faite par Coulter, et souvent moins de *cinq séries de divisions nucléaires* ; c'est dire que le prothalle femelle ne peut pas comprendre plus de trente-deux cellules, en admettant que tous les noyaux issus d'une série de mitoses participent à la série suivante ; le gamétophyte femelle des Angiospermes est donc toujours beaucoup moins étendu que celui des Gymnospermes. De plus, les mégaspores qui, chez les Gymnospermes, sont encore entourées d'une membrane cutinisée, ne présentent plus, chez les Angiospermes, le moindre vestige de leur indépendance ancestrale : leur membrane n'offre aucun caractère particulier ; le gamétophyte femelle est, cependant, généralement entouré, au cours de son développement, d'une assise de cellules nourricières comparable à celle qui existe dans tous les sporanges des Archégoniates. Ces grandes lignes sont les seules que l'on puisse fixer : la formation des mégaspores et le développement du prothalle présentent, en effet, des modalités si diverses qu'il importe, pour en donner un aperçu élémentaire, d'en décrire séparément les plus remarquables ou les plus fréquemment réalisées. Or, il semble que la manière la plus rationnelle de classer les divers cas connus soit de prendre pour base *le nombre des séries de mitoses nécessaires à l'édification définitive du prothalle à partir de la cellule-mère des mégaspores* : on distinguera ainsi quatre cas successifs, cor-

respondant à une réduction graduelle du gamétophyte, suivant que cinq, quatre, trois ou enfin deux séries de mitoses conduisent à l'achèvement du prothalle.

1. *Les prothalles construits à la suite de cinq séries mitotiques* sont les plus répandus ; leur développement peut affecter, d'ailleurs, plusieurs modalités différentes.

a) Chez le plus grand nombre des Dicotylédones (Amentacées, Rosacées, Renonculacées, Solanacées, Primulacées, etc...) et chez quelques familles de Monocotylédones (Aracées, Potamogétonacées, Broméliacées, etc...), la cellule-mère (fig. 388, A) donne naissance, par les divisions réductrices, à quatre cellules généralement disposées en file, les quatre mégaspores (fig. 388, C) ; l'une de celles-ci, seule, est fonctionnelle : son

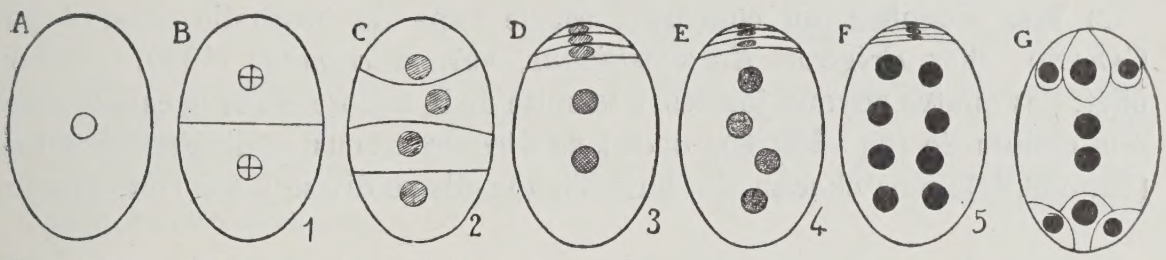


FIG. 388. — Schéma indiquant le mode de formation du sac embryonnaire chez la plupart des Dicotylédones et quelques Monocotylédones. — Les noyaux résultant de la première mitose (hétérotypique) sont marqués d'une croix (1) ; les quatre noyaux issus de la mitose homéotypique sont hachurés (2) ; les noyaux résultant de la troisième série mitotique (3) sont marqués d'un quadrillage, ceux résultant de la quatrième série de divisions (4) d'un pointillé et, enfin, ceux qui dérivent de la cinquième série caryocinétique (5) sont figurés en noir. — Les chiffres indiquent le nombre des séries mitotiques achevées au stade considéré. — Les lettres désignent les diverses images successives, depuis la cellule-mère (A), jusqu'au sac embryonnaire définitif (G) ; dans cette figure G, le pôle micropylaire du sac, pôle occupé par l'oosphère flanquée des synergides, est supérieur ; le pôle chalazien, occupé par les trois antipodes, inférieur ; au milieu du sac on voit les deux noyaux polaires.

volume augmente tandis que les trois autres mégaspores, comprimées par elle, sont réduites à l'état d'écailles, et dégénèrent. Pendant ce temps, le noyau de la mégaspore qui subsiste se divise (fig. 388, D) ; les deux noyaux-fils se divisent à leur tour (fig. 388, E) ; enfin, les quatre noyaux ainsi formés subissent chacun une mitose. Pendant ce temps, le volume de la mégaspore s'est considérablement accru ; le gamétophyte à huit noyaux (fig. 388, F), ayant refoulé le parenchyme qui l'environnait, occupe maintenant presque tout le volume du nucelle. Les huit noyaux se disposent alors de la manière suivante (fig. 388, G) : trois s'installent au pôle micropylaire et trois autres au pôle chalazien du prothalle ; puis une membrane apparaît, dans le cytoplasme, à quelque distance de chacun d'eux ; des trois cellules micropylaires ainsi formées, l'une, située dans l'axe du gamétophyte, est l'oosphère ; les deux latérales sont des synergides ; les trois cellules situées au pôle chalazien sont appelées *antipodes*. Enfin, les deux noyaux demeurés entre ces groupements de cellules, dans le protoplasma non cloisonné du prothalle, sont dits *noyaux polaires* : ils sont destinés à se fusionner, le plus souvent avant la fécondation (cf.

p. 789), en un noyau diploïde, le *noyau du sac* ; il est, en effet, d'usage d'appeler *sac embryonnaire* le gamétophyte femelle des Angiospermes.

b) Chez quelques autres Dicotylédones, le prothalle est constitué, comme dans le cas précédent, au moyen de cinq séries successives de mitoses ; mais des cloisons n'apparaissent jamais entre les noyaux ainsi formés. Un tel processus a été observé, par Holmgren, chez *Anthemis tinctoria* (1915) ; la cellule-mère est le siège d'une méiose, à la suite de laquelle on observe quatre noyaux disposés en file dans l'axe du nucelle ; puis, sans qu'aucune cloison apparaisse (les quatre noyaux correspondent évidemment à quatre mégaspores à l'état d'énergides), les trois noyaux inférieurs dégénèrent, tandis que le quatrième est l'origine, par trois séries successives de mitoses, d'un sac embryonnaire à huit noyaux disposés suivant le type courant décrit ci-dessus.

c) Très singulier, au contraire, est le type de prothalle observé par Carano chez *Erigeron Karwinskianus*, var. *mucronatus* (1920) : ici, en effet, des quatre noyaux formés, à la suite de la méiose, dans la cellule-mère non cloisonnée (fig. 389, C), *aucun ne dégénère* : tous se divisent une fois (fig. 389, D) ; puis chacun des huit noyaux-fils se divise à son tour ; enfin,

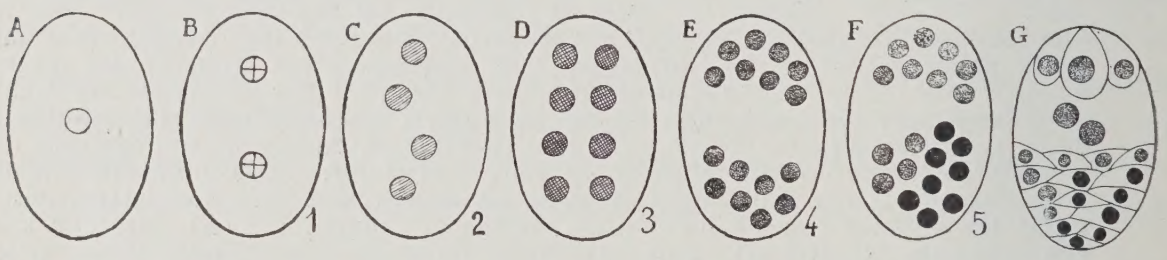


Fig. 389. — Schéma indiquant le mode de formation du sac embryonnaire chez *Erigeron Karwinskianus*, var. *mucronatus* (d'après les travaux de Carano). Les chiffres, les lettres et les divers modes de figuration des noyaux sont employés comme dans la fig. 388.

un certain nombre (quatre, selon Carano) des seize noyaux (fig. 389, E) résultant de cette quatrième série mitotique subit encore une division : un sac embryonnaire à vingt noyaux est constitué (fig. 389, F) ; le pôle micropylaire de ce prothalle présente la disposition normale : une oosphère entre deux synergides et le noyau polaire supérieur ; les seize autres noyaux sont groupés dans la région chalazienne du prothalle : quinze sont le centre de cellules constituant un ensemble d'antipodes ; un, le noyau polaire inférieur, est dans le protoplasma non cloisonné du sac (fig. 389, G).

2. *Les prothalles construits à la suite de quatre séries mitotiques* sont beaucoup moins fréquents que les précédents et présentent généralement de rares anomalies. Un cas intéressant de ce mode de développement a été décrit par Went chez les Podostémonacées : chez *Apinagia perpusilla*, par exemple, la cellule-mère se divise une première fois, par mitose hétérotypique, et une cloison apparaît entre les noyaux-fils (fig. 390, B) ; des deux cellules ainsi formées, la supérieure dégénère, tandis que le noyau de la

cellule inférieure subit la mitose homéotypique (fig. 390, C) ; de ces deux premiers noyaux haploïdes, celui qui est le plus voisin de la chalaze dégénère ; l'autre se divise une fois (fig. 390, D) ; enfin — quatrième série de mitoses —, les deux noyaux-fils se divisent dans des directions perpendiculaires l'une à l'autre (fig. 390, E). Ainsi se constitue un sac embryonnaire à quatre noyaux (fig. 390, F) ; trois d'entre eux se portent au pôle micropylaire du prothalle et deviennent le centre de trois cellules : une

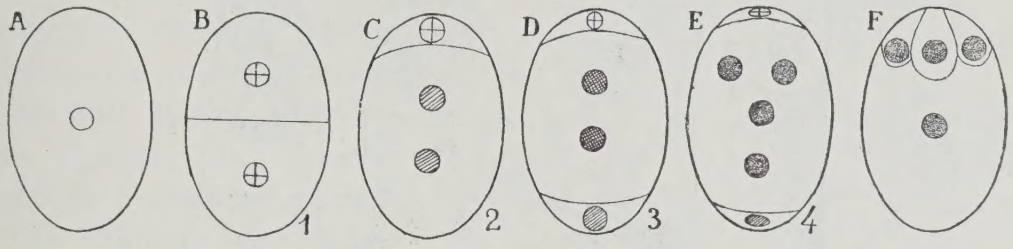


FIG. 390. — Schéma indiquant le mode de formation du sac embryonnaire chez *Apinagia perpusilla* (d'après les travaux de F.A.F.C. WENT). Chiffres, lettres et modes de figuration des noyaux sont employés comme dans les fig. 388 et 389 ; mais on remarquera l'absence de noyaux figurés en noir et le raccourcissement corrélatif du schéma : le sac embryonnaire d'*Apinagia* est, en effet, complet après quatre séries de mitoses.

oosphère et deux synergides présentant la disposition ordinaire ; le quatrième constitue l'unique noyau polaire (1).

Chez *Pyrethrum partheniifolium*, var. *aureum* (PALM, 1915), *Euphorbia procera* (MODILEWSKI, 1909), chez les Pénéacées (STEPHENS, 1909) et chez *Peperomia hispidula* (JOHNSON, 1907), le sac embryonnaire se constitue

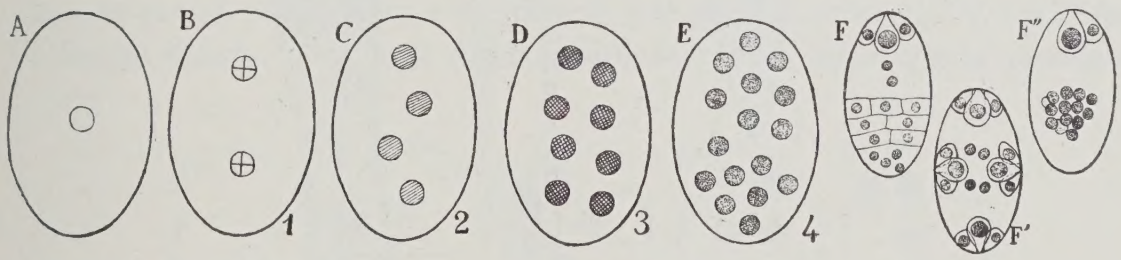


FIG. 391. — Développement du sac embryonnaire chez *Pyrethrum partheniifolium*, *Euphorbia procera*, les Pénéacées et *Peperomia hispidula*. — Mêmes observations que pour la fig. 390. De plus : de A à E, stades du développement communs à toutes les plantes indiquées ; — F, schéma du sac embryonnaire définitif de *Pyrethrum partheniifolium*, var. *aureum* (cf. fig. 392). — F', schéma du sac embryonnaire définitif d'*Euphorbia procera* ou d'une Pénéacée (cf. fig. 393). — F'', schéma du sac embryonnaire définitif de *Peperomia hispidula*.

également à la suite de quatre séries de mitoses. Chez toutes ces plantes, la cellule-mère est d'abord le siège d'une méiose (fig. 391, B et C) ; puis, sans qu'apparaisse aucune cloison, chacun des quatre noyaux-fils, centre d'une mégaspore à l'état d'énergide, se divise une fois ; les huit noyaux-

1. Ce fait qu'un seul noyau polaire existe chez les Podostémonacées est extrêmement remarquable ; c'est là, en effet, une disposition absolument exceptionnelle ; d'après WENT, d'ailleurs, il ne se formerait pas d'albumen chez les Podostémonacées.

fils (fig. 391, D) se divisent encore une fois et le prothalle contient définitivement seize noyaux(fig. 391, E). Mais l'agencement de ces noyaux n'est pas le même chez toutes les plantes en question. Chez *Pyrethrum*, les quatre noyaux situés au pôle micropylaire du sac, noyaux provenant des deux

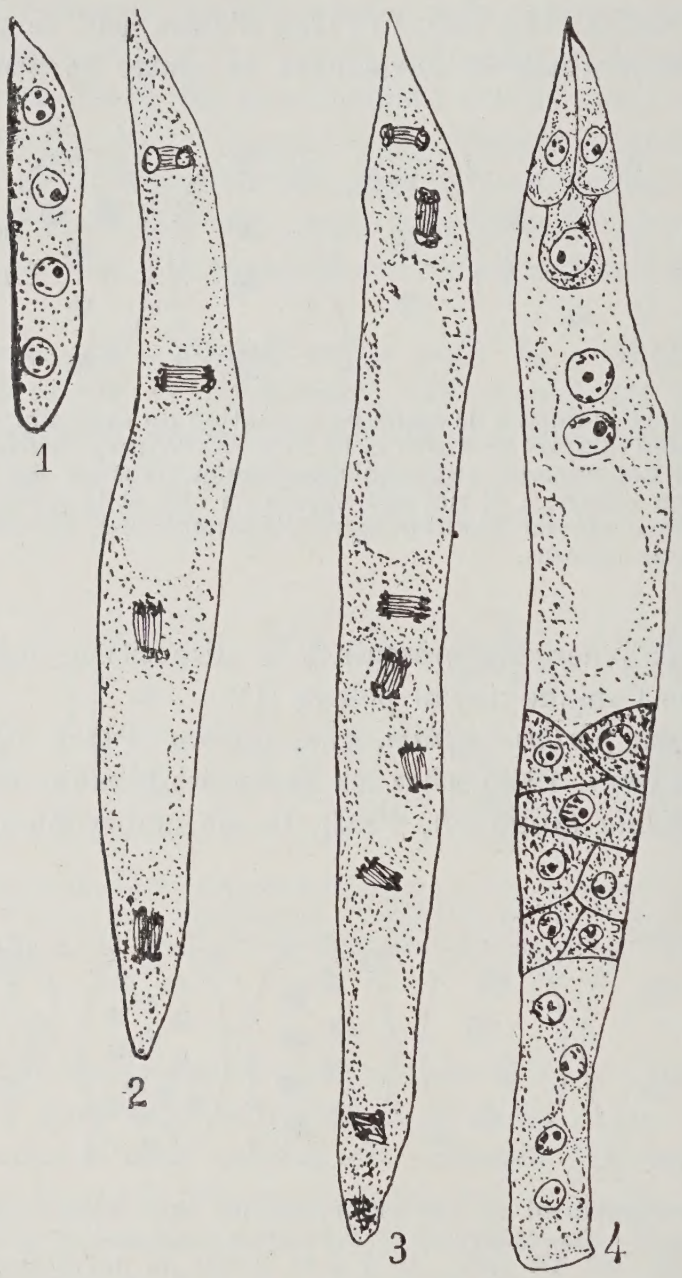


FIG. 392. — Développement du sac embryonnaire chez *Pyrethrum partheniifolium*, var. *aureum*. — 1, Les quatre noyaux résultant de la méiose. — 2, La troisième série de mitoses. — 3. La quatrième série de mitoses. — 4, Sac embryonnaire achevé (d'après PALM, 1915).

divisions successives d'un même noyau de mégaspore, sont le centre d'une oosphère et de deux synergides, tandis que le quatrième constitue le noyau polaire supérieur ; des douze autres noyaux, l'un constitue le noyau polaire inférieur, et onze un complexe antipodial (fig. 391, F et fig. 392). Chez *Euphorbia procera* et chez les Pénéacées, les seize noyaux sont répartis en quatre groupes de quatre approximativement situés aux

extrémités des diagonales du sac ; dans chaque groupe de quatre, trois noyaux deviennent le centre d'une oosphère et de deux synergides, le quatrième restant libre ; finalement, le sac embryonnaire se trouve occupé par quatre oosphères pourvues de leurs synergides et par quatre noyaux libres, les noyaux polaires (fig. 391, F' et fig. 393). Enfin, chez *Peperomia*, quatre noyaux, issus d'un même noyau de mégaspore, se disposent au pôle micropylaire du sac, tandis que les douze autres se groupent au pôle opposé ; de ces quatre noyaux, l'un devient le centre de l'oosphère, l'autre celui de l'unique synergide ; les deux autres rejoignent les douze noyaux inférieurs et les quatorze noyaux ainsi réunis (fig. 391, F'') se fusionnent en un élément unique : le noyau du sac.

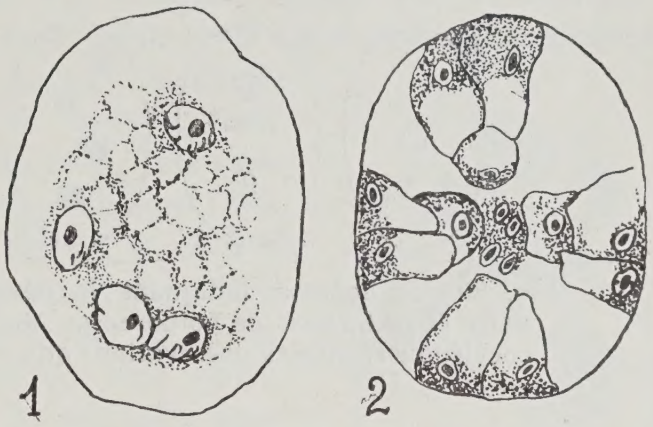


Fig. 393. — Sac embryonnaire d'une Pénéacée (*Sarcocolla*). — 1, aussitôt après la méiose (stade C de la fig. 391). — 2, sac embryonnaire définitif (stade F' de la fig. 391) [d'après Stephens, 1909].

3. *Les prothalles construits à la suite de trois séries mitotiques* sont les plus fréquents, après ceux du type I ; particulièrement répandus chez les Monocotylédones, on les observe aussi chez de nombreuses Dicotylédones. Les processus par lesquels ils se constituent offrent des modalités assez variées dont on indiquera quelques exemples.

a) Une première modalité a été décrite par Mc Allister (1909, 1913) chez *Smilacina stellata*. Chez cette Asparaginée, la cellule-mère donne naissance

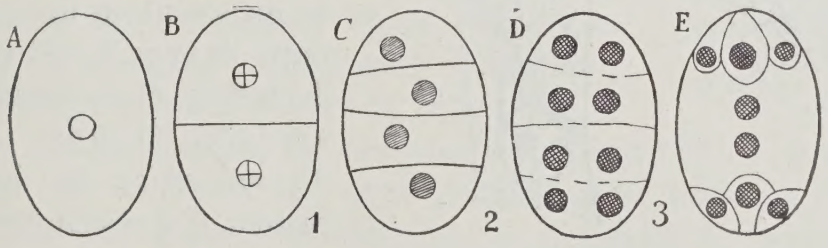


Fig. 394. — Développement du sac embryonnaire chez *Smilacina stellata*. Mêmes conventions que dans les schémas précédents (fig. 388, 389, 390, 391). On remarquera, toutefois, l'absence de noyaux figurés en pointillé et le raccourcissement corrélatif du schéma : le sac embryonnaire de *Smilacina* est, en effet, complet après trois séries de mitoses.

par réduction chromatique, à un groupe de quatre mégaspores séparées par des cloisons (fig. 394, C) ; mais *celles-ci sont transitoires* et disparaissent rapidement ; les mégaspores, d'abord à l'état de cellules, deviennent des énergides : pendant ce temps, chaque noyau de mégaspore se divise une fois et les huit noyaux-fils (fig. 394, D), se disposent de manière à constituer un sac embryonnaire typique, avec, au pôle mycropylaire, une oos-

phère et deux synergides, au pôle chalazien trois antipodes, enfin, entre ces deux groupes de cellules, deux noyaux palaires (fig. 394, E).

b) Chez *Lilium*, chez un assez grand nombre d'autres Monocotylédones et chez quelques Dicotylédones (*Cytinus*, Bernard, 1903 ; *Armeria*, Dahlgren, 1916), la cellule-mère donne naissance, par méiose, à quatre noyaux

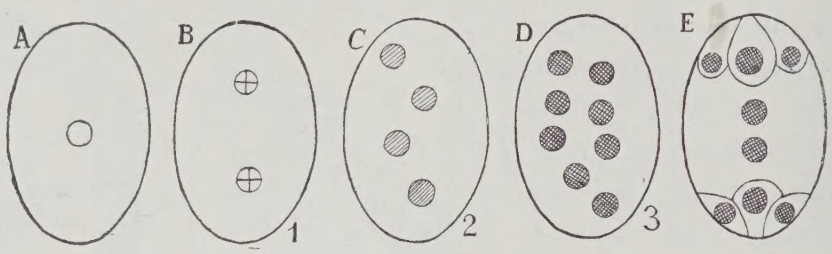


Fig. 395. — Schéma indiquant le développement du sac embryonnaire chez *Lilium*, de nombreuses Monocotylédones et quelques Dicotylédones. Mêmes observations que pour la fig. 394.

entre lesquels ne se forment jamais de cloisons (fig. 395, C) ; on peut encore observer parfois (*Lilium*, Mottier ; *Orchis sambucina*, Afzelius ; etc...) que, sitôt la mitose homéotypique achevée, des fuseaux fibrilleux transitoires unissent mutuellement, comme dans les cellules-mères polliniques de nombreuses plantes, les quatre noyaux réduits (fig. 396) ; mais cette tendance évidente à la formation de cloisons n'aboutit pas ; les fuseaux s'évanouissent sans avoir fonctionné ; le stade cellulaire des mégaspores est ici définitivement supprimé. Chacun des quatre noyaux se divise alors une fois et les huit noyaux-fils (fig. 395, D) se disposent en un sac embryonnaire de type banal (fig. 396, E). Toutefois, chez certaines Tulipes sauvages (*Tulipa Celsiana* et *T. sylvestris*), les huit noyaux restent, d'après Guignard (1900), dispersés dans le cytoplasma du sac sans qu'aucune cloison apparaisse ; ces prothalles cénocytiques (fig. 397) ne comprennent donc ni oosphère, ni synergides, ni antipodes différenciées ; c'est l'un des noyaux situés au pôle micropylaire du sac qui fonctionne comme noyau sexuel.

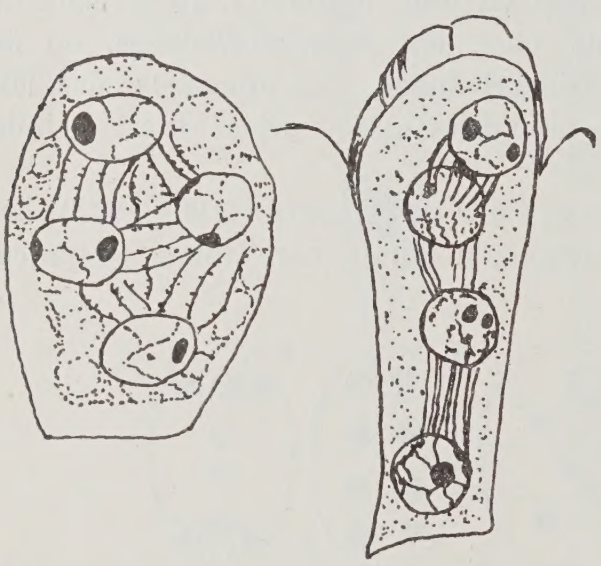


Fig. 396. — Les quatre premiers noyaux haploïdes, réunis par des fuseaux fibrillaires transitoires, dans l'ébauche du sac embryonnaire d'*Orchis sambucina* (comparer avec la fig. 311, représentant une tétrade mâle de *Podophyllum peltatum*, immédiatement avant l'individualisation de grains de pollen) [d'après Afzelius, 1916].

Au cours de la formation des prothalles des types *Lilium* ou *Smilacina*, les deux noyaux résultant de la mitose hétérotypique et les quatre noyaux issus de la mitose homéotypique se divisent : d'où la constitution, dans

tous les cas, de huit noyaux-fils. Dans d'autres plantes, l'un des noyaux provenant de la première division méiotique, ou un, deux et même trois des noyaux formés à la suite de la deuxième division restent au repos : il en résulte la constitution de prothalles contenant moins de huit noyaux ; c'est là un acheminement vers une réduction encore plus marquée du gamétophyte.

c) Chez *Myricaria germanica*, par exemple, étudié par Frisendahl (1912), la cellule-mère des mégaspores est le siège d'une méiose aboutissant à la constitution de quatre noyaux haploïdes (fig. 398, C) ; or, de ces quatre noyaux, trois, deux, ou même un seulement sont intéressés dans la troisième série de mitoses, tandis que trois, deux ou un restent indivis (fig. 398, D, D' et D''). Comme l'indique la figure 398, trois types différents, de plus en plus réduits, de sac embryonnaire sont ainsi réalisés ; quand un seul noyau de mégaspore reste au repos, le prothalle comprend sept noyaux (fig. 398, E), la réduction, par rapport au type ordinaire, portant sur le groupe des antipodes, dont une est supprimée ; quand deux noyaux de mégaspores sont indivis, ce sac embryonnaire ne comprend plus que six noyaux (fig. 398, E'), avec une seule antipode ; enfin, quand un seul noyau de mégaspore participe à la troisième division, le sac embryonnaire, avec une seule antipode et une seule synergide, est réduit (fig. 398, E'') à cinq noyaux (1).

Fig. 397. — Sac embryonnaire définitif de *Tulipa sylvestris*, avec huit noyaux dispersés dans un cytoplasme indivis. Noter que le dessin correspond au moment de la fécondation : on aperçoit, à la partie supérieure du sac, l'extrémité du tube pollinique ; un spermatozoïde (figuré en noir) sort du tube ; l'autre spermatozoïde est accolé, déjà, contre le noyau femelle (d'après Guignard, 1900).

d) La réduction du prothalle est encore plus accentuée, bien que trois séries de mitoses concourent encore à l'édification du sac embryonnaire, chez *Cypripedium parviflorum* étudié par Miss Pace (1909) et d'autres Orchidacées (*Gastrodia*, Kusano, 1915). Ainsi qu'il ressort de la fig., 399, la cellule-mère des mégaspores est cloisonnée à la suite de la mitose hétérotypique (fig. 399, B) ; mais, des deux cellules ainsi formées, seule l'inférieure subsiste ; la supérieure dégénère et disparaît. Le noyau de cette cellule inférieure se divise alors une fois (mitose homéotypique), puis les deux noyaux-fils (fig. 399, C) se divisent à leur tour ; ainsi se constituent (fig. 399, D et E) des prothalles à quatre noyaux, comportant une oosphère et deux synergides, ainsi qu'un noyau polaire. Au moment de la fécondation, ce noyau polaire se fusionne avec le noyau d'une des synergides (tenant lieu de second noyau polaire) et avec un spermatozoïde, pour former le premier noyau de l'albumen.

4. *Les prothalles construits à la suite de deux séries mitotiques* sont les plus réduits que l'on puisse concevoir ; une méiose suffit à leur donner nais-

1. Ce dernier cas a été observé par Johnson chez *Piper subpetalum*.

sance, de sorte que leur oosphère est, comme le gamète femelle des Animaux, une des quatre premières cellules haploïdes formées; les Angiospermes

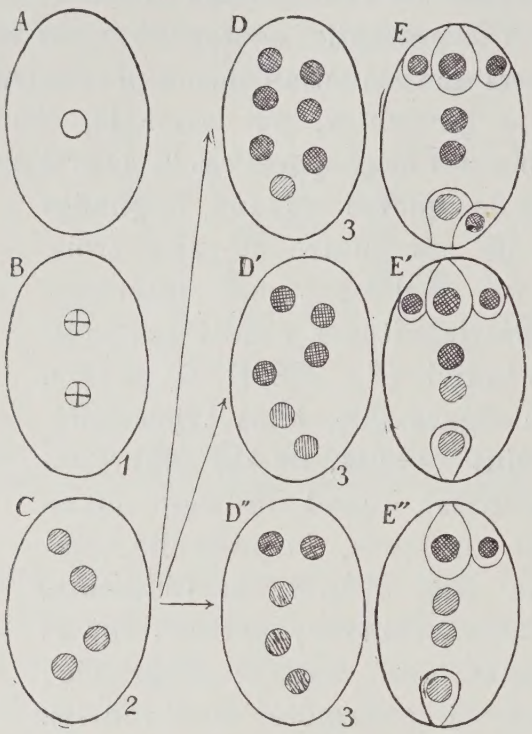


FIG. 398. — Divers types de sac embryonnaire chez *Myricaria germanica*. — A, Cellule mère. — B, après la première division (hétérotypique). — C, après les deuxièmes divisions (homéotypiques). — D, D', D'', divers cas possibles après la troisième division, suivant que trois, deux ou un noyaux ont été intéressés par celle-ci ; et E, E', E'', divers types de sac embryonnaire définitif correspondant à chacun de ces cas.

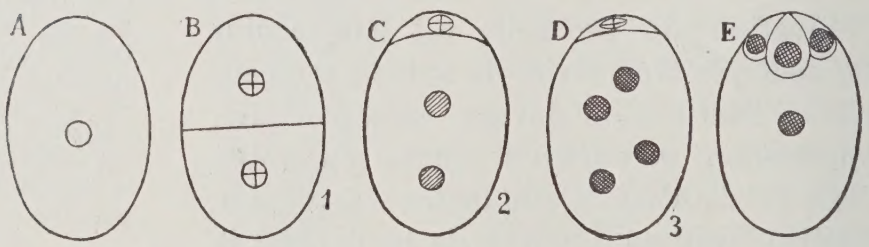


FIG. 399. — Schéma indiquant le développement du sac embryonnaire de *Cypripedium* et d'autres Orchidacées. — A, Cellule-mère. — B, après la première division (hétérotypique). — C, après les deuxièmes divisions (homéotypiques). — D, après les troisièmes divisions. — E, sac embryonnaire définitif.

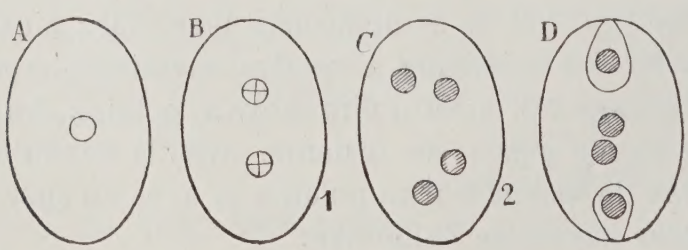


FIG. 400. — Schéma indiquant le développement du sac embryonnaire chez *Plumbagella micrantha*. — A, Cellule-mère. — B, après la première division (hétérotypique). — C, après les secondes divisions (homéotypiques). — D, sac embryonnaire définitif (mêmes conventions, pour les chiffres, lettres et mode de figuration des noyaux, que dans les schémas précédents).

qui sont ainsi diplobiontiques pour le sexe femelle sont exceptionnelles ; ce type remarquable de prothalle n'est, en effet, connu que chez les Plumbaginoïdées, où il a été découvert par Dahlgren (1915-1916). Chez *Plumbagella micrantha*, et aussi, semble-t-il, chez les *Plumbago* (*P. capensis*, *P. zeylanica*), la méiose qui a lieu dans la cellule-mère des mégaspores donne naissance à quatre noyaux : l'un de ceux-ci se dispose au pôle micropylaire du sac embryonnaire et devient le centre de l'oosphère ; un autre, situé au pôle chalazien, devient le centre d'une antipode ; les deux autres noyaux sont les noyaux polaires (fig. 400 et 401).

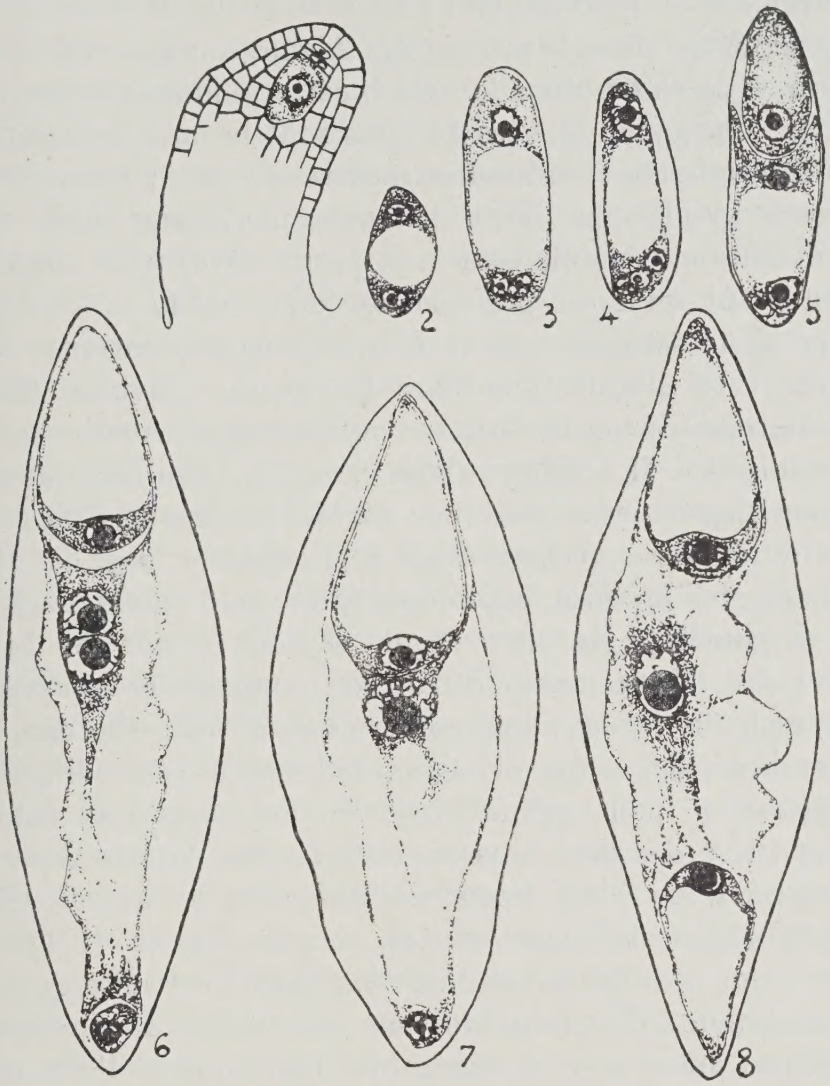


Fig. 401. — Développement du sac embryonnaire chez *Plumbagella micrantha*. — 1, Cellule-mère — 2, après la division hétérotypique. — 3 et 4, après les divisions homéotypiques. — 5, sac embryonnaire définitif très jeune. — 6, *id.*, un peu plus âgé. — 7, *id.*, après la fusion des noyaux polaires. — 8, *id.*, après séparation de l'antipode (d'après Dahlgren, 1915).

* * *

De cet exposé rapide des phénomènes d'alternance de générations, il est possible de dégager d'importantes conclusions générales.

a) Il est évident, en premier lieu, que le sporophyte tend, au cours de l'évolution, à devenir prépondérant par rapport au gamétophyte, puis à représenter, à lui seul, la presque totalité du cycle vital ; c'est exclusivement chez des Végétaux inférieurs que l'on peut observer des gamétophytes importants, tandis que, chez toutes les plantes vasculaires, le sporophyte est incomparablement prédominant ; et l'étude de l'évolution de l'alternance des générations dans le groupe des Algues, ou dans celui des Archégoniates, permet de saisir, dans le détail, cette tendance à l'accroissement du sporophyte : les gamétophytes étendus sont la marque des formes primitives, les sporophytes étendus des formes évoluées ; ne sont diplobiontiques que les termes les plus élevés de lignées phylogenétiques.

b) Cette évolution, généralement très progressive, peut cependant être accélérée, au point qu'il est possible de concevoir la présence, dans un même groupe systématique naturel, d'espèces haplobiontiques et d'autres diplobiontiques ; tel paraît bien être le cas des Levures, dont toutes sont haplobiontiques, sauf les *Saccharomycodes* et autres formes du même type, diplobiontiques. Il semble qu'une variation aussi brusque soit exceptionnelle, mais les groupes ne sont pas rares dans lesquels on observe des espèces très différentes par leur mode d'alternance : chez les Rhodophycées, on connaît des familles haplobiontiques et d'autres dans lesquelles sporophyte et gamétophyte sont d'égale étendue ; chez les Liliacées ou les Euphorbiacées (Modilewski, 1910), on connaît des espèces chez lesquelles le prothalle femelle est construit à la suite de cinq divisions, d'autres chez lesquelles trois divisions suffisent à son édification ; chez une seule espèce, on peut même observer des variations notables dans l'étendue respective des deux phases, comme c'est le cas chez *Corticium serum* (Lehfeldt), ou chez *Epipactis pubescens* et autres Orchidacées étudiées par Brown et Sharp (1911), et par Sharp (1912), dont les prothalles naissent soit à la suite de cinq, soit à la suite de trois séries mitotiques seulement. Ces faits doivent être pris en considération : ils incitent à ne pas surestimer la valeur des phénomènes d'alternance dans la recherche des affinités entre groupes systématiques et, en général, dans toutes les études d'ordre taxinomique.

c) Des faits d'alternance se dégage encore cette conclusion capitale que l'état diploïde est, pour toute autre cellule que l'œuf, le résultat d'une évolution plus ou moins longue. Primitivement, les cellules végétatives, somatiques, sont haploïdes ; seul, l'œuf est diploïde ; mais cet état ne subsiste plus, actuellement, que chez les quelques Cryptogames haplobiontiques. Puis la condition diploïde, caractérisée par la présence, dans chaque noyau, de deux mêmes stocks chromosomiques, s'est peu à peu étendue. Seuls, les noyaux haploïdes peuvent donc être considérés comme simples ; les noyaux diploïdes sont *doubles*, dualité évidente quand, par suite de la caryogamie retardée, les cellules du sporophyte contiennent chacune un dicaryon.

d) Il resterait, enfin, à essayer d'expliquer cette tendance constante, au cours de l'évolution de tous les groupes végétaux, à l'accroissement du

sporophyte. Parmi les théories proposées jusqu'à présent, une seule, due à Svedelius (1921, 1929), est basée sur les connaissances modernes et sera résumée ici.

Svedelius fait intervenir la notion, qui sera longuement discutée dans le chapitre XV de cet ouvrage, de différences physiologiques entre les divers chromosomes d'une espèce ; les chromosomes homologues disposés en gemini, à la fin de la prophase hétérotypique, seraient même, malgré les puissantes affinités qui les rapprochent, légèrement différents et les partenaires de ces couples étant, à la métaphase hétérotypique, dissociés au hasard, ces premières mitoses réductrices conduisent à la réalisation d'un grand nombre de combinaisons haploïdes distinctes ; ainsi qu'on le rappellera plus loin, le calcul des probabilités permet de prévoir que, si le nombre haploïde d'une espèce donnée est a, les différentes combinaisons haploïdes possibles sont au nombre de 2^a, 2^{a-1} mitoses hétérotypiques étant nécessaires pour les produire. Or, Svedelius remarque que, chez les haplobiontiques, *une seule mitose hétérotypique* donne naissance, à partir de l'œuf, unique cellule diploïde, à une seule tétrade de noyaux haploïdes ; chaque œuf ne peut donc donner naissance qu'à deux sortes différentes de combinaisons haploïdes. Il en va tout autrement chez les êtres présentant une diplophase assez étendue ; chaque sporophyte issu d'un œuf forme, en effet, de nombreuses cellules-mères de tétraspores, par conséquent un très grand nombre de tétraspores, c'est-à-dire de combinaisons haploïdes différentes ; il en résulte des œufs appartenant à des types extrêmement variés ; l'état d'*hétérozygosis* est donc assuré d'une manière très efficace par la présence d'un sporophyte ; les espèces dont le patrimoine héréditaire est ainsi sans cesse remanié sont, conformément à la loi générale de la plus grande vigueur des êtres hybrides, plus résistants dans la lutte pour la vie ; de plus, les croisements, dans toute leur diversité, peuvent être l'origine d'espèces nouvelles.

Cette intéressante théorie ne saurait être comprise, d'une manière trop étroite. En admettant que soit parfaitement juste la notion d'hétérogénéité des chromosomes sur laquelle elle se fonde, quelques précisions doivent lui être apportées : s'il est exact que, chez les êtres haplobiontiques, chaque sporophyte, c'est-à-dire chaque œuf ne donne naissance qu'à deux combinaisons haploïdes, il n'est pas moins vrai que, chez la plupart de ces êtres, chaque individu peut produire de nombreux œufs, par conséquent de nombreuses mitoses hétérotypiques, génératrices de combinaisons haploïdes assez diverses, peut-être, pour épuiser la plupart des possibilités résultant du calcul de 2^a ; inversement, certains sporophytes ne portent qu'un nombre relativement peu élevé de tétraspores : certaines Rhodophycées, par exemple. Il est, cependant, incontestable que la formation de très nombreuses tétrades de noyaux haploïdes, peut, chez les êtres à diplophase étendue et possédant un stock chromosomique très différencié physiologiquement, constituer un mécanisme puissant pour la réalisation de noyaux répondant à toutes les combinaisons possibles. D'ailleurs, on doit remarquer que, dans une certaine mesure, la tendance à l'accroissement du sporophyte est

parallèle à la tendance à l'allogamie et que seuls présentent des caractères morphologiques et génétiques complexes les êtres à diplophase étendue.

LES DÉGRADATIONS DE LA SEXUALITÉ

Les phénomènes sexuels ne présentent pas, même chez les Végétaux supérieurs, un caractère de nécessité absolue. On connaît, en effet, de nombreuses plantes, réparties dans la plupart des groupes systématiques et correspondant souvent aux types les plus évolués de ceux-ci, qui, normalement, présentent une sexualité amoindrie ou même abolie. Ces dégradation ou disparition de la sexualité comportent, dans l'ordre cytologique, des processus d'un grand intérêt et qu'il importe de décrire. On envisagera successivement ici des processus divers paraissant correspondre à une *altération* de la sexualité, puis les phénomènes d'*apogamie*, caractérisés par la *disparition* de la sexualité.

LES PROCESSUS QUI SUPPLÉENT LA SEXUALITÉ NORMALE

Ces processus comportent encore l'essentiel de tout processus sexuel : la caryogamie. Mais les deux noyaux qui se fusionnent ne sont plus apportés par deux gamètes. Dans les cas les moins accentués, on observe encore une fusion de cellules, une *cytogamie*, comme dans les faits de sexualité normale ; mais l'un des gamètes au moins, manifestement absent, est remplacé par une cellule végétative. Dans les cas les plus accusés, il n'existe même plus de cytogamie : deux noyaux lcontenus dans un même élément, soit dans un gamète, soit dans une cellule ne présentant aucun indice de différenciation sexuelle, se rapprochent et la caryogamie se trouve ainsi réalisée d'emblée. On observe des faits de suppléance, à l'un ou à l'autre de ces deux degrés, chez de nombreux Eumycètes et Protozoaires (1), chez quelques Animaux et aussi, semble-t-il, chez certaines Fougères ; chez les Eumycètes, les faits de cet ordre sont si répandus (et l'apogamie, ainsi qu'on l'indiquera plus loin n'y est pas moins fréquente) qu'ils impliquent l'existence d'une tendance, générale chez ces Champignons et, dans une certaine mesure, caractéristique de ceux-ci, à la perte de la sexualité.

1. Les aspects présentés par la dégradation de la sexualité chez les Protistes sont trop complexes, trop nombreux et trop spéciaux pour que l'on puisse les exposer ici. Le lecteur désireux de se documenter sur ces sujets se reportera aux travaux de Max Hartmann (1909, 1918, 1927).

La cytogamie est conservée.

Les suppléances de la sexualité, avec cytogamie conservée, paraissent très fréquentes chez les Ascomycètes. On en indiquera plusieurs exemples.

Chez *Polystigma rubrum*, Pyrénomycètinée étudiée par Nienburg (1914), l'archicarpe est, comme chez beaucoup d'autres Champignons du même groupe, un filament spiralé (formant ici de nombreux tours de spire), constitué d'articles multinucléés et à cytoplasme dense. Dans un de ces articles, que l'on considère comme représentant l'ascogone, tous les noyaux dégé-

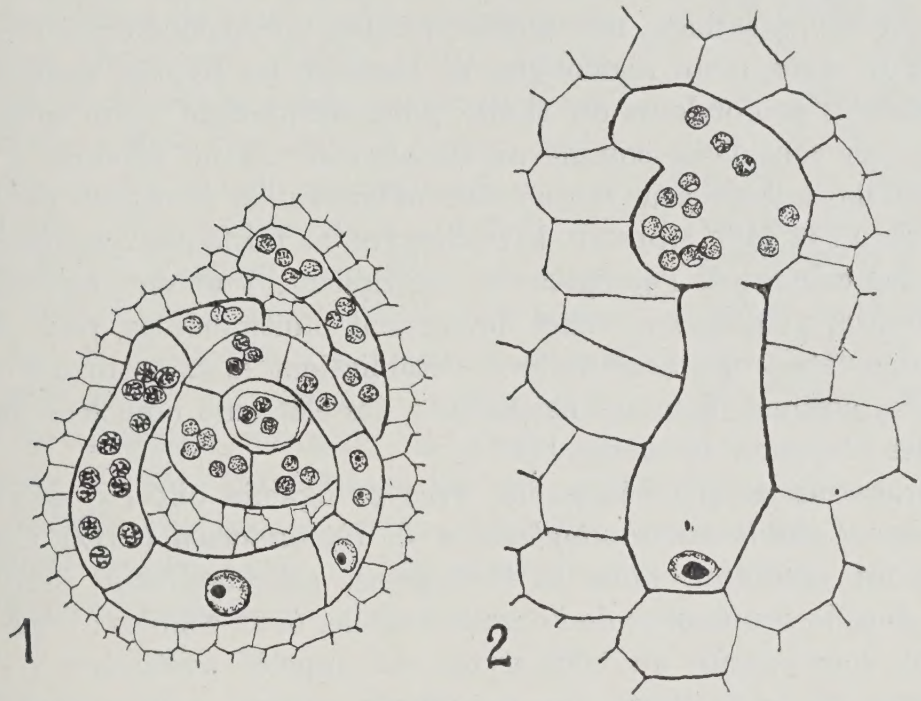


Fig. 402. — 1, Archicarpe de *Polystigma rubrum* : la grande cellule uninucléée correspond à l'ascogone ; l'article multinucléé immédiatement voisin fonctionne comme gamète mâle. — 2, L'ascogone et l'article voisin communiquent par une perforation de la paroi (d'après Nienburg, 1914).

nèrent, sauf un (fig. 402, *1*). Or, chez *Polystigma*, on n'observe jamais de gamétange mâle comparable à celui des Pyrénomycétinées normalement sexuées, telles que *Venturia inaequalis* ; mais un article de l'archicarpe, donc du rameau femelle, article voisin de l'ascogone, fonctionne comme gamétange mâle : un des nombreux noyaux qu'il renferme pénètre, par un orifice ouvert dans la paroi mitoyenne (fig. 402, *2*), à l'intérieur de l'ascogone et se rapproche de l'unique noyau de celle-ci ; de ce premier dicaryon dériveront tous les dicaryons des filaments ascogènes que va bourgeonner l'ascogone. La caryogamie, puis la méiose, se produisent ensuite normalement dans les asques. Il s'agit ici d'un processus de *parthénogamie* (Hartmann) : la sexualité normale, qui n'existe plus, paraît suppléée par une fusion de cellules ou d'articles appartenant, anatomiquement, à un organe femelle.

Des phénomènes analogues interviennent à l'origine du dicaryophyte

chez des Ascomycètes *apandriques* (c'est-à-dire chez lesquels les gamétanges ne se forment plus) vraisemblablement assez nombreux : Schweizer a signalé de tels processus (1923) chez *Ascobolus citrinus* ; il semble qu'il en soit de même chez *Ascobolus purpurascens* (Harper, 1896 ; Welsford, 1907) et chez toute une série de Champignons lichéniques étudiés par F. et Mme Moreau (1926-1927) : chez *Collema pulposum* et *C. nigrescens*, *Leptogium serotinum*, *Physcia parietina*, *Lobaria pulmonacea*, *Ricasolia herbacea*, etc... Les Champignons de tous ces Lichens possèdent un organe femelle dont les caractères ont été décrits, depuis longtemps, chez les *Collema*, par Stahl (1877), Sturgis (1890), Baur (1898), Mlle Bachmann (1912,1913) : il s'agit d'un long filament formé de *cellules* disposées bout à bout ; ce filament comporte, à sa base, une partie spiralée, correspondant à l'ascogone — car c'est dans cette région que se forment les hyphes ascogènes —, noyée dans les profondeurs du thalle, puis, surmontant cette spirale, une partie dressée considérée comme un trichogyne venant affleurer à la surface du thalle, à l'extérieur duquel fait même saillie la cellule terminale. Or, d'après F. et Mme Moreau, le trichogyne ne tarde pas à se flétrir, tandis que les cellules de l'ascogone se multiplient, tout en présentant des transformations complexes : elles deviennent multinucléées, puis, de nouveau, uninucléées ; des anastomoses s'établiraient alors entre des cellules uninucléées voisines, donnant naissance à des éléments binucléés, point de départ des filaments ascogènes (1).

Des processus de parthénogamie avec cytogamie ont été décrits par Faull chez *Laboulbenia chaetophora* et *L. Gyrinidarum* (1912). Ces deux espèces sont apandres. Sous le trichogyne, abondamment ramifié, on observe, dans la profondeur de l'organe femelle, deux cellules : l'une immédiatement sous-jacente au trichogyne, est appelée *trichophore* ; l'autre, sous-jacente au trichophore, est considérée comme représentant l'ascogone. Le noyau de chacune de ces cellules subit une division, puis la cloison séparant les deux couples nucléaires ainsi formés disparaît ; les quatre noyaux qui se trouvent alors réunis sont disposés en file ; les deux noyaux supérieurs proviennent du trichophore, les deux noyaux inférieurs de l'ascogone. Deux cloisons apparaissent alors, isolant les deux noyaux extrêmes, et limitant un compartiment médian renfermant un noyau issu du tricho-

1. Stahl et, après lui, Baur et Mlle Bachmann interprétaient tout autrement la sexualité des Champignons des *Collema* ; ces Champignons produisent, dans des organes spéciaux (spermogonies), de petites cellules bacilliformes aussitôt mises en liberté, cellules que ces auteurs considéraient comme des *spermaties* ou gamètes mâles ; ils avaient remarqué, en effet, qu'elles sont susceptibles d'adhérer à l'extrémité, saillante à la surface du thalle, du trichogyne. On en avait ainsi conclu que les Champignons des Lichens présentaient une sexualité du type rhodophycéen. Mais ni Stahl, ni Baur, ni Mlle Bachmann, n'ayant jamais observé cytologiquement cette prétendue fécondation, c'est-à-dire n'ayant jamais vu la pénétration, puis la migration supposées d'un noyau mâle, leurs conclusions restaient du domaine de l'hypothèse. Des travaux de F. et Mme Moreau, il résulte que cette hypothèse n'est plus soutenable. On a, d'ailleurs, observé des débuts de germination de « spermaties », ce qui paraît difficilement conciliable avec la nature sexuelle de celles-ci ; elles seraient retenues par le trichogyne dont l'extrémité paraît être recouverte d'un enduit visqueux, comme sont retenues à ce niveau des bactéries, des poussières, etc...

phore et un noyau issu de l'ascogone : ce couple nucléaire constitue le premier dicaryon.

Il semble que les processus de ce type, si répandus chez les Ascomycètes, n'existent pas chez les Végétaux supérieurs. On a, toutefois, signalé des processus différents, mais paraissant présenter une signification physiologique analogue, chez une Fougère : *Lastraea pseudo-mas*, var. *polydactyla*, Wills; l'appareil végétatif naît sur le prothalle, sans intervention possible d'un processus sexuel normal (les prothalles de cette Fougère sont dépourvus d'anthéridies et d'archégones), à partir d'un massif de cellules de type méristématique ; or, Farmer et Digby ont observé (1907) que des migrations nucléaires se produisent dans le prothalle, d'une cellule végétative à l'autre, avant la formation du massif méristématique : le noyau d'une cellule pénètre dans la cellule voisine (fig. 403) et s'applique aussitôt, très étroitement, contre le noyau de celle-ci, avec lequel il finit par se fusionner ; Farmer et Digby considèrent cette caryogamie comme remplaçant la sexualité normale. Il s'agit ici, semble-t-il, non plus d'un phénomène de parthénogamie, puisqu'aucun organe femelle n'existe dans ces prothalles, mais d'un processus de *pseudogamie* (Hartmann), ou de *somatogamie*, suppléant, lui aussi, la sexualité normale disparue.

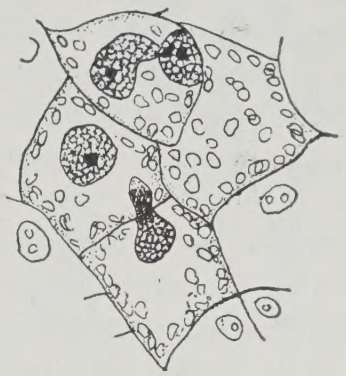


Fig. 403. — Migrations nucléaires (qui seront suivies de caryogamies compensatrices de la sexualité normale disparue) entre cellules végétatives dans le prothalle de *Lastraea pseudo-mas*, var. *polydactyla* Wills. (d'après Farmer et Digby, 1907).

La cytogamie a disparu.

Ces phénomènes sont, comme les précédents, très répandus chez les Eumycètes. En voici plusieurs exemples.

Chez *Pyronema confluens* d'abord : les assertions contradictoires de P. A. Dangeard, d'une part, affirmant que les gamétanges mâles de ce Discomycète ne sont plus fonctionnels, de Harper et de Claussen, d'autre part, affirmant que le contenu du gamétange mâle se déverse dans le gamétange femelle, sont peut-être vraies l'une et l'autre ; il est possible que, dans certains cas, les gamétanges de *Pyronema* soient fonctionnels, et que dans d'autres cas, le gamétange mâle ne joue plus aucun rôle. Le rapprochement des noyaux par paires se produisant alors à l'intérieur du gamétange femelle, présenterait le caractère d'une *autogamie* (Hartmann).

L'autogamie est, d'ailleurs, la règle chez d'autres Pézizinées, telles qu'*Humaria granulata*, étudié par Blackman et Mlle Fraser (1906), *Humaria anceps* (Delitsch, 1926), *Ascophanus carneus* (Cutting, 1909 ;

Ramlow, 1914), etc... Dans ces divers cas, l'ascogone, jamais fécondé, contient des noyaux qui se disposent par paires ; celles-ci deviennent ainsi, directement, les premiers dicaryons.

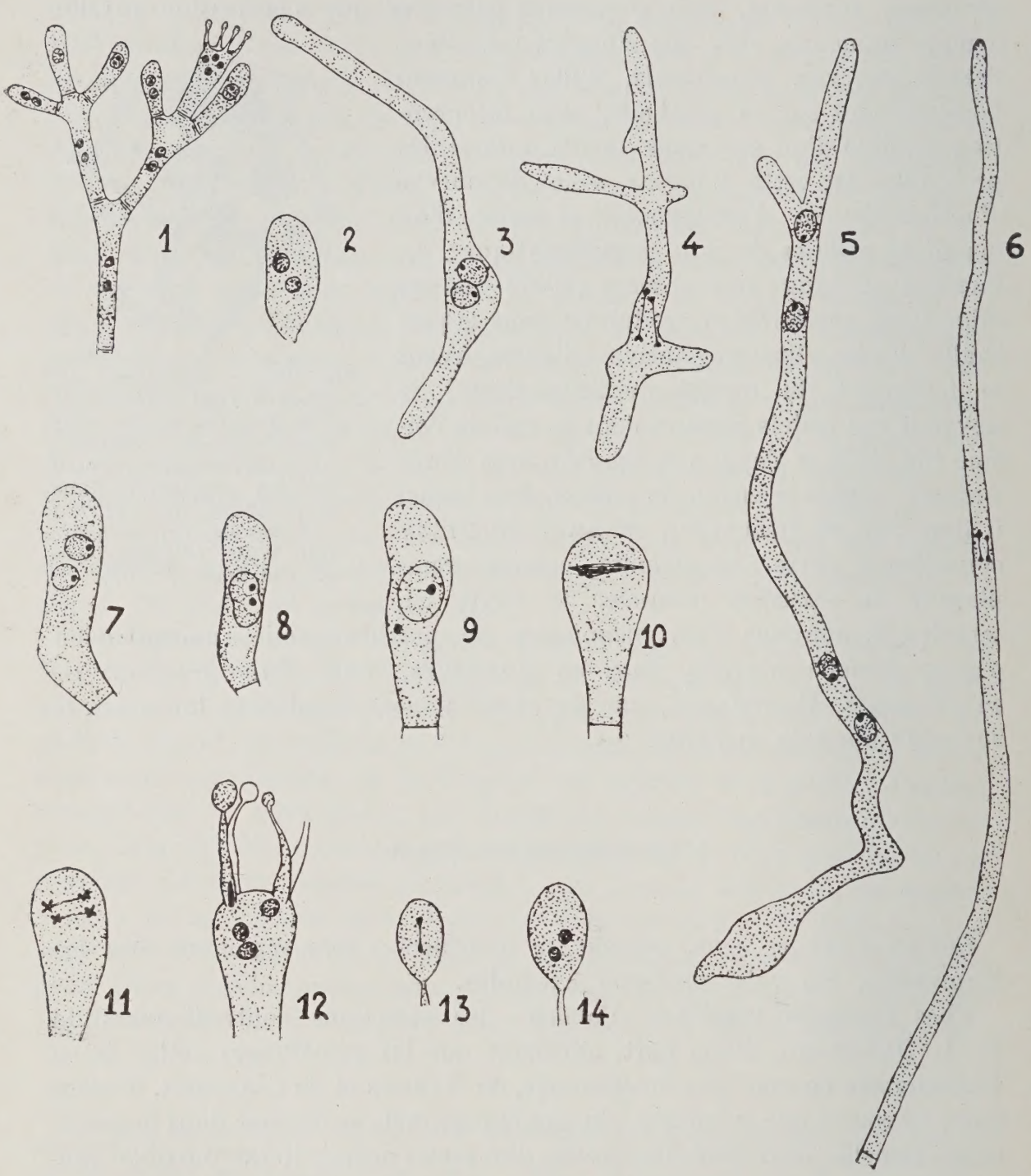


Fig. 404. — Cycle nucléaire chez *Hypochnus terrestris*. — 1, Extrémité d'un filament basidiogène : les cellules de ce filament comportent chacune un dicaryon et la caryogamie se produit dans les jeunes basides. — De 7 à 12, divers stades du développement de la baside, comprenant, notamment, la caryogamie (8) et les deux mitoses successives (10, 11), qui conduisent à la formation de quatre noyaux ; chacun de ceux-ci émigre, par un stérigmate, dans une basidiospore (12). — 13. Division nucléaire dans la basidiospore. — 14. Basidiospore binucléée encore attachée au stérigmate. — 2. Basidiospore binucléée, détachée et prête à germer. — 3. Tube germinatif. — 4. Première mitose conjuguée des deux noyaux (dicaryon). — 5, Suite de la germination : le tube germinatif comprend deux cellules à dicaryon. — 6, Extrémité d'un filament mycélien présentant une mitose conjuguée (d'après Kniep, 1913, et Gäumann, 1926).

Il en est de même, d'après F. et Mme Moreau (1915, 1918,1927) chez les Champignons de nombreux Lichens (*Peltigera*, *Peltidea*, *Solorina*) ; tous ces Champignons possèdent un archicarpe terminé par un long trichogyne qui jamais ne fonctionne (ces Lichens ne produisent, d'ailleurs, pas de « spermaties ») ; la partie basale de l'archicarpe, correspondant à l'ascogone, est formée d'articles multinucléés. Ces articles, caractérisés par un volume relativement élevé et un protoplasme dense, bourgeonnent des filaments grêles, formés d'abord d'articles multinucléés ; mais ceux-ci se cloisonnent bientôt, de manière que chaque compartiment ainsi délimité ne comprenne plus que deux noyaux, c'est-à-dire un dicaryon.

Des faits analogues ont été observés chez les Basidiomycètes et, notamment, chez *Hypochnus terrestris*, objet des recherches classiques de Kniep (1913) ; le développement des basides est, chez ce Champignon, tout à fait normal et comporte une caryogamie suivie d'une méiose (fig. 404, *7* à *11*) ; chaque basidiospore, enfin, reçoit un des quatre noyaux ainsi formés (fig. 404, *12*). Mais, bientôt, à l'intérieur de chaque basidiospore, le noyau se divise (fig. 404, *13*) ; or, ces deux noyaux-fils (fig. 402, *14*) constituent le premier dicaryon ; au moment de la germination il subit une mitose conjuguée (fig. 404, *4*) et les dicaryons se multiplient ainsi normalement, pendant toute la vie végétative du Champignon (fig. 404, *6*), et jusqu'aux basides, sans que jamais intervienne aucune fusion cellulaire.

Enfin, les observations de Lindfors révèlent (1924) l'existence, chez *Puccinia Arenariae*, du même type d'autogamie : chez cette Urédinale, le noyau diploïde formé, par caryogamie, dans la téleutospore, subit la méiose, suivant la règle générale, dans le tube germinatif ; mais une seule cloison se forme dans celui-ci, après la mitose hétérotypique, de sorte que le tube germinatif, devenu baside, comprend deux cellules binucléées, et non quatre cellules uninucléées ; chacune de ces cellules binucléées, forme une basidiospore dans laquelle pénètrent les deux noyaux qui constituent ainsi le premier dicaryon.

De tels processus n'ont jamais été observés chez les Végétaux supérieurs, Mais on en a signalé d'analogues, semble-t-il, dans certains cas, chez les Animaux. Il résulte, en effet, des travaux d'O. Hertwig (1890). Brauer (1894), Buchner (1911), Kostanecki (1911), que la fécondation peut être suppléée, chez divers Invertébrés (*Artemia salina*, *Asterias glacialis*, *Mactra*) par une fusion, au sein de l'œuf vierge, soit du pronucleus femelle avec le noyau du second globule polaire (*Artemia*, *Asterias*), soit de deux noyaux-frères résultant d'une division du pronucleus femelle ; il ne s'agit là, toutefois, que de phénomènes artificiels ou pathologiques, et non, comme chez les Champignons, d'un processus intervenant régulièrement dans le cycle vital.

L'APOGAMIE

Le terme *apogamie* a été créé par de Bary, en 1878, pour désigner l'ensemble des moyens adoptés par la plante, à la suite de la disparition de sa

sexualité, pour pourvoir à sa conservation ; ainsi définie, l'apogamie comprend deux modalités différentes : la *parthénogenèse* c'est-à-dire la formation d'un nouvel individu par une oosphère non fécondée ; la *propagation*, c'est-à-dire le développement d'un nouvel individu à partir de germes strictement végétatifs, tels que bulbilles, stolons, bourgeons adventifs, etc...

C'est par Juel (1900), puis par Strasburger (1905), que la notion d'apogamie est reliée aux notions cytologiques de méiose et d'alternance de générations. Ces deux savants définissent l'apogamie comme étant le *développement du sporophyte, sans fécondation, aux dépens du gamétophyte.* Juel distingue, en outre, sous le nom de parthénogenèse, tous les cas d'apogamie dans lesquels la cellule initiale du sporophyte est une oosphère non fécondée. Mais Strasburger, approfondissant cette distinction, réserve le terme parthénogenèse pour les cas dans lesquels l'oosphère de laquelle dérive, sans fécondation, le nouveau sporophyte, est *haploïde et susceptible d'être fécondée*; puis il groupe, sous le nom d'*ooapogamie*, tous les cas dans lesquels le sporophyte provient d'une oosphère *diploïde et non fécondable.*

Farmer et Digby proposent, à la suite de leurs recherches sur l'apogamie chez les Fougères (1907),des définitions sensiblement différentes. Sous le nom d'*euapogamie*, ils groupent tous les cas de développement d'un sporophyte *à partir d'une cellule végétative du gamétophyte* ; l'euapogamie apparaît surtout au niveau des prothalles diploïdes, à l'origine desquels aucune méiose n'est intervenue ; mais, exceptionnellement, elle peut se produire aussi au niveau de gamétophytes haploïdes. Le terme parthénogenèse est maintenu, dans le sens que lui donnait Strasburger, pour désigner le développement d'un sporophyte à partir d'une oosphère haploïde et normalement fécondable. Quant aux cas de développement d'un sporophyte à partir d'une oosphère diploïde, ils sont groupés sous le nom nouveau de *parthénoapogamie.*

Enfin, il semble que toutes les tendances, encore confuses, indiquées dans les classifications précédentes, aient trouvé leur expression définitive dans la terminologie proposée, en 1908, par Winkler, Ce savant distingue deux grandes catégories parmi les processus de développement, sans fécondation, d'un sporophyte à partir d'un gamétophyte : le sporophyte se développe, en effet, soit à partir d'une cellule végétative, soit à partir d'une oosphère ; il s'agit, dans le premier cas, d'*apogamie*, dans le deuxième cas de *parthénogenèse.* L'apogamie et la parthénogenèse présentent, l'une et l'autre, deux modalités distinctes, suivant que la cellule initiale du sporophyte est haploïde ou diploïde : dans le premier cas, il s'agit d'apogamie ou de parthénogenèse *génératives* ; dans le deuxième cas, il s'agit d'apogamie ou de parthénogenèse *somatiques.*

Dans de nombreux cas, la disparition de la sexualité comporte non seulement une totale disparition des méioses (*apoméiose*), mais encore une non moins complète disparition des tétraspores et de leurs cellules-mères ; on est convenu, depuis Farmer et Digby, de désigner sous le nom d'*aposporie*

tous ces cas dans lesquels le gamétophyte, diploïde, *naît directement à partir d'une cellule ne pouvant pas être considérée comme tétradocyte.*

Ces divers points de nomenclature précisés, il est désormais possible de décrire les principaux cas connus de parthénogenèse et d'apogamie. On les décrira successivement *chez les Végétaux inférieurs*, puis *chez les Végétaux supérieurs*, en adoptant, en principe, la terminologie de WINKLER ; puis on envisagera, très brièvement, les causes de la parthénogenèse et de l'apogamie.

La parthénogenèse et l'apogamie chez les Végétaux inférieurs.

Les cas de parthénogenèse et d'apogamie qui seront envisagés dans ce paragraphe ne sont pas connus avec précision ; il a été jusqu'à présent impossible, en effet, en raison de la difficulté qu'offre l'étude des noyaux chez les Végétaux inférieurs, de déterminer, dans ces divers cas, les nombres chromosomiques des individus formés par parthénogenèse ou apogamie. On ne peut donc, ici, que distinguer entre la parthénogenèse et l'apogamie, suivant que la cellule initiale du nouvel individu est une oosphère ou, au contraire, un élément végétatif ; mais on ne saurait préciser, en aucun cas, si la parthénogenèse ou l'apogamie observées sont génératives ou somatiques. On envisagera ces processus successivement chez les Algues et chez les Champignons.

La parthénogenèse chez les Algues.

Les faits de parthénogenèse, c'est-à-dire de développement d'un nouvel individu à partir d'une cellule-œuf non fécondée sont très répandus dans les divers groupes d'Algues inférieures ; ces faits sont très mal connus du point de vue cytologique et il suffira d'en indiquer ici quelques exemples.

Chez les Zygnémacées (*Spirogyra*, *Zygnema*, *Mougeotia*), la parthénogenèse est exprimée par la formation d'un œuf typique, alors appelé *azygote* ou *parthénozygote*, dans une cellule n'ayant participé à aucune fécondation. Il n'est pas douteux que cette cellule corresponde à un gamète : elle ne diffère, en effet, en rien des cellules-gamètes normales ; chez certaines Spirogyres (*S. Grevilleana*, p. ex.), d'ailleurs, la cellule dans laquelle se forme l'azygote est légèrement renflée dans sa région équatoriale, comme le sont toutes les cellules sexuelles femelles et présente même un diverticule en doigt de gant, correspondant évidemment à un tube copulateur non fonctionnel. La parthénogenèse, généralement facultative chez les Zygnémacées, est la règle absolue chez *Spirogyra mirabilis*.

Chez les Volvocales, la parthénogenèse est relativement fréquente et trouve son expression la plus nette dans les termes supérieurs de ce groupe. L'oosphère globuleuse et immobile d'*Eudorina* ou des *Volvox* est, en effet, susceptible, dans des conditions naturelles mal déterminées encore, de se

segmenter sans avoir été fécondée et de reproduire ainsi une nouvelle colonie.

Chez les Oedogoniales (*Oedogonium* et *Bulbochaete*), des cas de parthénogenèse ont été signalés par PRINGSHEIM, (1858), WITTROCK (1874), HIRN (1900), SCHERFFEL (1901) : un filament végétatif plus ou moins développé se forme à partir d'oosphères non fécondées.

Chez les Ulothricales, les Protococcales, les Siphonales (*Vaucheria*), des cas de parthénogenèse ont été signalés par de nombreux auteurs ; la fréquence de ces cas paraît variable suivant les espèces.

La parthénogenèse, qui semble exister parfois chez les Diatomées (GEITLER, 1927), paraît être très répandue dans le grand groupe des Phéosporées ; Mlle KNIGHT a même signalé des cas de parthénogenèse générative, déterminée cytologiquement, chez *Pylaiella littoralis*. Il ne paraît pas douteux que des faits de cet ordre soient à l'origine de nombreuses anomalies observées dans le cycle vital, si complexe, des Ectocarpales. Chez les Cutlériales, aussi, la parthénogenèse existe dans des conditions encore mal précisées : il est certain, par exemple, que les gamètes femelles de *Cutleria* peuvent se développer, sans fécondation, pour donner des plantules dont la destinée est, d'ailleurs, encore mal connue. Enfin, la parthénogenèse naturelle n'est pas exceptionnelle chez les Dictyotales (*Dictyota*, *Padina*, *Haliseris*) ; mais les plantules parthénogénétiques meurent très rapidement (WILLIAMS, 1905). On se demande, toutefois, si certaines espèces de *Zonaria*, dont on ne connaît pas d'individus mâles, ne seraient pas obligatoirement parthénogénétiques.

Chez les Rhodophycées, la parthénogenèse paraît moins fréquente ; les quelques cas qui en ont été décrits chez ces Algues (notamment le cas de *Platoma Bairdii* ; KUCKUCK, 1912) présentent encore de nombreuses obscurités.

La parthénogenèse et l'apogamie chez les Champignons.

Les phénomènes de parthénogenèse et d'apogamie sont extrêmement répandus chez les Champignons.

La parthénogenèse, signalée chez les Monoblépharidacées, est très répandue chez les Saprolégniacées (Saprolégniacées apandriques) ; elle paraît l'être beaucoup moins chez les Péronosporacées, mais est très fréquente chez les Mucorinées: les gamétanges se transforment alors directement, sans copulation, en *azygotes* apparemment identiques aux zygotes issus d'une fécondation. D'après FISCHER (1892), *Rhizopus nigricans*, *Sporodinia grandis*, *Mucor erectus*, *Absidia capillata*, etc..., espèces normalement sexuées, peuvent former occasionnellement des azygotes ; chez d'autres espèces, telles que *Mucor tenuis* (BAINIER, 1883), *Zygorhincus Vuilleminii*, var. *agama* (NAMYSLOWSKI, 1910), la parthénogenèse avec formation d'azygotes paraît être la règle exclusive.

Mais la parthénogenèse et l'apogamie sont surtout répandues chez les

Eumycètes, dont on a déjà souligné plus haut les tendances à la dégradation de la sexualité.

La *série des Protoascinées* (Endomycétacées et Saccharomycétacées) est particulièrement intéressante à cet égard, comme l'ont montré les travaux de GUILLIERMOND.

Le prototype des Protoascinées, *Eremascus fertilis*, présente une sexualité normale et constante dont les caractères ont été décrits dans un paragraphe antérieur (cf. p. 733). *Endomyces fibuliger* est une autre Endomycétacée à mycélium bien développé, dont les asques se forment constamment au sommet d'une sorte de boucle, décrite pour la première fois par LINDNER, constituée par l'anastomose de deux diverticules contigus, émis par deux cellules mycéliennes voisines ; l'un de ces diverticules est généralement plus long que l'autre; il le recouvre alors sans se fusionner avec lui; puis l'asque se forme par bourgeonnement de l'extrémité de ce long diverticule. GUILLIERMOND a montré qu'il convenait d'interpréter ces deux diverticules comme deux tubes copulateurs, homologues de ceux d'*Eremascus fertilis*, mais ayant perdu tout pouvoir fonctionnel ; les asques, nées sur des éléments ainsi différenciés, peuvent donc être considérées comme parthénogénétiques. *Endomyces capsularis*, enfin, autre espèce d'Endomycétacée à mycélium filamenteux, produit ses asques d'une manière plus simple encore : les ascospores apparaissent dans des cellules qu'aucun caractère extérieur ne distingue des cellules végétatives banales.

Une série analogue, mais plus complète, peut être établie chez les Saccharomycétacées. Les *Schizosaccharomyces* et *Zygosaccharomyces* présentent, on le sait (cf. p. 734) une sexualité normale et constante. Chez *Debaryomyces globosus*, Levure étudiée en 1910 par GUILLIERMOND, beaucoup d'asques, dont toutes renferment une seule ascospore, naissent à la suite d'un processus sexuel typique ; mais, très fréquemment aussi, l'ascospore se forme dans une cellule qui ne copule pas ; tantôt, cette cellule produit encore un diverticule en doigt de gant, manifestant ainsi une velléité de conjugaison, velléité qui n'aboutit pas ; tantôt, la cellule où se forme l'ascospore ne produit aucun diverticule ; elle reste de type banal, et l'ascospore apparaît à son intérieur sans aucun phénomène prémonitoire. *Debaryomyces globosus* présente à la fois des cas de sexualité normale et des cas de parthénogenèse avec ou sans velléité de conjugaison. D'autres espèces se comportent différemment: chez *Schwanniomyces occidentalis*, ou *Torulaspora Rosei*, par exemple, étudiées par GUILLIERMOND (1910, 1911), les asques sont constamment des cellules pourvues (fig. 405) d'un diverticule correspondant évidemment à un tube copulateur ayant cessé d'être fonctionnel ; mais, chez de nombreux *Saccharomyces* et, plus généralement, dans la plupart des Levures, les ascospores apparaissent toujours dans des cellules de type banal. Des processus du même ordre ont été observés chez les Basidiomycètes et voici quelques-uns de ces cas de disparition de la sexualité. Chez *Endophyllum Euphorbiae silvaticae*, Urédinale étudiée par F. MOREAU et Mme MOREAU (1917, 1919), les écidiospores appa-

raissent, sans caryogamie préalable, sur le mycélium à un seul noyau ; elles-mêmes sont uninucléées ; au moment de la germination de l'écidiospore qui, chez cette espèce, fonctionne comme probaside, cet unique noyau subit deux divisions successives ; les quatrenoyaux ainsi formés émigrent dans le tube germinatif, bientôt transformé en baside cloisonnée, et chacun est affecté à une basidiospore. Des phénomènes analogues paraissent exister chez *Endophyllum Centranthirubri*, étudié par Kurssanow (1914), et chez *Kunkelia nitens* (Dodge 1924-1926). Chez les Basidiomycètes supérieurs, enfin, il n'est pas exceptionnel de constater la formation de carpophores exclusivement constitués par l'agglomération de filaments mycéliens primaires, dépourvus des boucles caractéristiques de la caryocinèse d'un dicaryon ; on doit admettre que de tels carpophores, tantôt apparemment normaux et fertiles, tantôt plus ou moins déformés et stériles, sont nés sans sexualité ; des faits de cet ordre ont été observés dans des cultures de *Schizophyllum commune*, *Armillaria mucida*, *Collybia velutipes*, *Coprinus fimetarius* et *C. lagopus*, *Panaeolus campanulatus*, *Typhula erythropus*, etc... (Kniep, 1920, 1922 ; Vandendries, 1923 ; Zattler, 1924 ; Hanna, 1925, etc...). Les deux Hygrophores pour lesquels Maire a créé (1902) le genre *Godfrinia* (*G. conica* et *G. ceracea*) parce que leurs basides et les cellules de leur tissu subhyménial ne comportent qu'un seul noyau, sont, peut-être, des formes naturellement apogames ; c'est ce qu'admet Fries (1911) auquel on doit pour *G. conica*, une confirmation des travaux de Maire. Il en serait de même chez certaines formes de *Camarophyllus* (*Hygrophorus*) *virgineus* (Bauch, 1926) et chez *Hygrophorus constans* (Kühner, 1926).

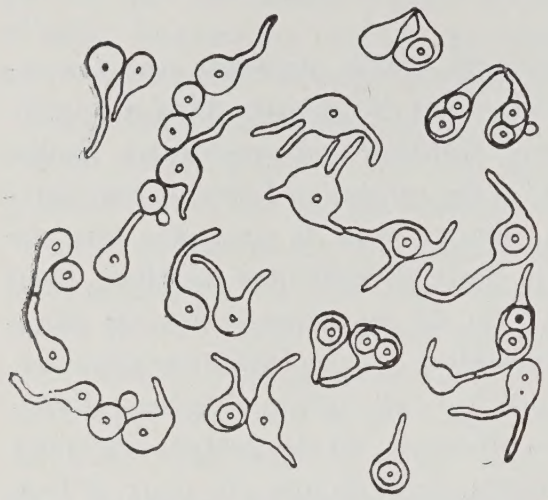


Fig. 405. — Formation parthénogenétique des asques chez *Torulaspora Rosei*. Les cellules destinées à se transformer en asques forment des prolongements qui peuvent se toucher par leurs extrémités, mais ne se fusionnent jamais (d'après Guilliermond, 1913).

La parthénogenèse et l'apogamie chez les Végétaux supérieurs.

Les cas de parthénogenèse ou d'apogamie observés chez les Végétaux supérieurs sont, en général, bien connus cytologiquement et peuvent être, par conséquent, attribués avec certitude à telle ou telle des catégories établies par Winkler. On envisagera d'abord les phénomènes de parthénogenèse, les plus nombreux, et qui correspondent aux dégradations les moins profondes de la sexualité ; puis on décrira les processus apogamiques : dis-

tinction commode, mais souvent arbitraire, certaines plantes pouvant se reproduire à la fois par parthénogenèse et par apogamie.

Les phénomènes de parthénogenèse.

Parthénogenèse générative.

La parthénogenèse générative est rarement réalisée chez les Végétaux supérieurs ; l'on n'en connaît, et depuis quelques années seulement, que quelques cas. Il s'agit des *mutants haploïdes*, précédemment signalés (p. 246), et qui doivent être considérés comme résultant du développement accidentel d'une oosphère normale non fécondée (1) ; on connaît des mutants haploïdes de *Datura Stramonium* (Belling et Blakeslee, 1922, 1927), de *Nicotiana* (Clausen et M. Mann, 1924 ; Goodspeed et Avery, 1929), de *Solanum* (Jörgensen, 1928), de *Crepis* (Hollingshead, 1928 ; Babcock et M. Navachine, 1930), de *Matthiola* (Lesley et Frost, 1928), d'*Oenothera* (Emerson, 1929 ; Gates, 1929 ; Stomps, 1930 ; Davis et Kulkarni, 1930).

Parthénogenèse somatique.

La parthénogenèse somatique est, de tous les types de dégradation de la sexualité, celui que l'on rencontre le plus fréquemment chez les Végétaux supérieurs. Elle comprend divers degrés, correspondant à des dégradations de plus en plus accusées de la sexualité.

I. — Chez les *Erophila* (*Draba verna*), dont Bannier a montré que les « petites espèces ou espèces jordaniennes » : *Erophila cochleoides*, *E. confertifolia*, et *E. violaceo-petiolata*, sont maintenues constantes par leur reproduction strictement parthénogénétique, on observe les processus suivants, dont le caractère primitif ne paraît pas douteux. La cellule-mère des mégaspores, située sous l'épiderme du nucelle, possède un cytoplasme dense et un gros noyau ; celui-ci entre aussitôt en synizesis, sans que ce phénomène ait été précédé d'aucun signe prémonitoire.

Ce stade, parfaitement caractérisé par un peloton chromatique très serré, est de longue durée. Puis le grumeau synizesique finit par se résoudre en filaments spirématiques minces qui, bientôt, se raccourcissent et deviennent des gemini d'aspect normal ; on observe alors des images de diacinèse tout à fait typiques. Mais il ne s'agit là que d'une diacinèse apparente correspondant à des vestiges de l'affinité qui, primitivement, rapprochait les chromosomes homologues ; en effet, les partenaires des gemini ne tardent pas à se séparer ; chacun subit un clivage longitudinal, et le jeu caryocinétique répartit, à chaque pôle du fuseau, le nombre diploïde de chomosomes : 12 chez *Erophila cochleoides*, 24 chez *E. confertifolia*. Cette première mitose

1. Les faits de parthénogenèse générative artificiellement provoquée seront envisagés plus loin (p. 877) ; on n'a d'ailleurs, observé, dans ces cas de parthénogenèse artificielle, qu'un début de segmentation de l'œuf, jamais, comme dans le cas des mutants haploïdes, un développement complet.

est suivie d'un stade de repos anormalement prolongé ; puis chacun des noyaux de la diade est, à son tour, divisé par une caryocinèse typique: une tétrade diploïde est formée. Trois de ses éléments sont destinés à dégénérer ; le quatrième est l'origine d'un sac embryonnaire diploïde, dont l'oosphère se développera sans fécondation.

Des phénomènes très comparables ont été observés depuis, par Schürhoff chez les *Calycanthus* parthénogénétiques (1922),

II. — Chez *Marsilia Drummondii*, étudié par Strasburger au cours de recherches classiques (1907), le noyau de la cellule-mère des spores entre en synizesis ; puis le peloton se relâche en libérant des filaments chromatiques qui deviennent bientôt chromosomes ; ils se clivent ensuite longitudinalement sans avoir manifesté de tendance à se disposer en gemini. Cette première division est suivie d'une seconde division, à la suite de laquelle se forment, à partir de chaque cellule-mère, quatre tétraspores diploïdes. Celles-ci germent en prothalles dont les cellules sont beaucoup plus volumineuses que celles des prothalles haploïdes normaux des autres espèces de *Marsilia*.

Strasburger avait, auparavant (1905), signalé des processus très comparables : avortement de la méiose après le stade synizesis et avant la diacinèse, chez les Eualchimillées parthénogénétiques. La parthénogenèse de *Thalictrum purpurascens* (1) paraît également comporter des processus cytologiques de cet ordre, décrits par J. B. Overton en 1904.

III. — Chez *Taraxacum officinale*, étudié par Juel (1904 et 1905) et, parfois, chez *Hieracium excellens* (Rosenberg, 1906, 1907), la cellule-mère des mégaspores est le siège d'un synizesis ; mais les chromosomes issus du peloton subissent un clivage longitudinal et le jeu mitotique distribue à chaque pôle le nombre diploïde des chromosomes. De plus, cette mitose n'est suivie d'aucune autre division : l'une des deux cellules ainsi formées devient l'origine du sac embryonnaire.

Chez *Elatostema acuminatum*, Urticacée étudiée par Strasburger (1910), la dégradation de la sexualité atteint un degré analogue : le noyau de la cellule-mère des mégaspores revient à l'état végétatif après avoir présenté les premiers signes d'une méiose; il peut alors se diviser par mitose et devenir l'origine de groupes irréguliers de quatre cellules diploïdes, ou bien se transformer directement en sac embryonnaire.

IV. — D'autres plantes parthénogénétiques, enfin, sont caractérisées par des dégradations de la sexualité plus accentuées encore. La cellule-mère primordiale du sac embryonnaire d'*Elatostema sessile*, par exemple, donne directement naissance, d'après Strasburger, au sac embryonnaire, sans formation de tétrade, ni même de diade et sans qu'aucune image de syni-

1. La parthénogenèse est, chez cette espèce, un processus facultatif, car *Th. purpurascens* est susceptible de former des œufs par sexualité normale.

zesis ait été observée. Le même type de parthénogenèse, caractérisé par un avortement total des mitoses réductrices, sans aucun vestige de la sexualité primitive, a été décrit par WINKLER chez la Thyméléacée indo-malaise *Wikstrœmia indica* (1904-1905). Ici, comme chez *Elatostema sessile*, l'embryon dérive d'une oosphère diploïde appartenant à un prothalle d'aspect normal, mais directement issu, et par des mitoses strictement végétatives, d'une cellule homologue de la cellule-mère primordiale des mégaspores.

C'est encore à ce type de parthénogenèse somatique qu'il faut rattacher le cas d'*Antennaria alpina* ; cette plante fut, en 1900, de la part de JUEL, l'objet de la première étude cytologique détaillée qui ait été donnée d'un processus de parthénogenèse : la cellule-mère des mégaspores y donne directement naissance à un prothalle diploïde, sans aucun vestige de synizesis, prothalle dont l'oosphère se divise aussitôt pour former l'embryon. *Ochna serrulata*, récemment étudiée (1930) par CHIARUGI et FRANCINI, paraît être également le siège de tels phénomènes

Enfin, chez *Hieracium flagellare*, étudié par ROSENBERG (1907), on peut observer, dans le nucelle, une cellule mère de mégaspores susceptible de donner naissance, avec méiose, à une tétrade haploïde. Mais, le plus souvent, cette cellule-mère, disparaît avant d'avoir fonctionné ; quand bien même, d'ailleurs, les mégaspores auraient été formées, leur rôle serait nul, car elles sont vouées à dégénérer rapidement. Par contre, une cellule végétative du nucelle, située dans le voisinage de la cellule-mère, ou de la tétrade, avortée, grandit (fig. 406) et donne naissance, par les divisions de son noyau, à un sac embryonnaire diploïde dont l'oospère produira parthénogénétiquement l'embryon. La parthénogenèse est donc ici combinée à une aposporie typique.

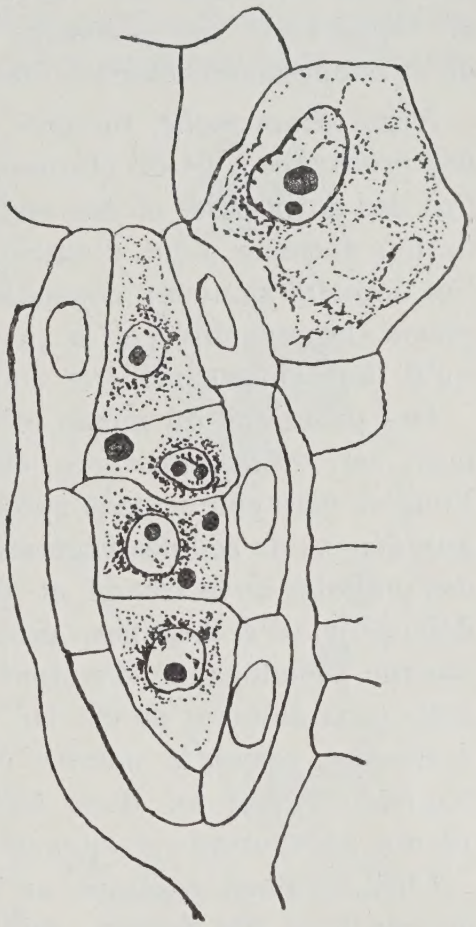


FIG. 406. — Fragment de nucelle d'*Hieracium flagellare*, avec une tétrade normale et une grande cellule-mère aposporique à partir de laquelle se formera le sac embryonnaire (d'après ROSENBERG, 1907).

Les phénomènes d'apogamie.

Apogamie générative.

On ne connaît, d'une manière absolument certaine, aucun cas d'apogamie générative chez les Végétaux supérieurs. Il paraît possible, toutefois, de rapporter à des processus de cette nature certains types anormaux de développement observés chez diverses Ptéridophytes.

Nephrodium molle, Fougère étudiée en 1907 par YAMANOUCHI, possède des prothalles à 64-66 chromosomes, prothalles dont les uns forment à la fois des anthéridies et des archégones fertiles et sont le siège d'une fécondation normale, dont d'autres, par contre, sont dépourvus d'archégones. Ces derniers donnent cependant naissance, sans aucun phénomène suppléant la sexualité, et à partir de cellules végétatives, à des embryons qu'il faut ainsi considérer comme haploïdes.

Des processus du même ordre existent peut-être chez *Lastraea pseudomas*, var. *cristata apospora*, étudié par FARMER et DIGBY, en 1907. Cette Fougère est typiquement aposporique : les prothalles naissent directement aux dépens de cellules végétatives situées, le plus souvent, vers l'extrémité des pinnules de la fronde, et restent attachés à celle-ci. Puis ces prothalles, dépourvus d'archégones, produisent des embryons sans qu'intervienne aucune pseudogamie. Pendant tout ce cycle, le nombre des chromosomes reste constamment de 60. Or, chez le *Lastraea pseudo-mas* typique et normalement sexué, le nombre chromosomique diploïde est 144, le nombre haploïde 72. Il est donc légitime d'admettre que le cycle vital de la plante aposporique et apogame répond tout entier à une haplophase.

Chez les Phanérogames, un seul cas pouvant être rapporté à l'apogamie générative a été décrit : celui d'*Allium odorum*, étudié par TRETJAKOW (1895), puis par HEGELMAIER (1897) ; ici, l'embryon se développe à partir d'une antipode non fécondée et appartenant à un prothalle paraissant haploïde et normal.

Apogamie somatique.

L'apogamie somatique correspond au terme ultime des dégradations de la sexualité. Elle est la règle exclusive chez certaines plantes ; mais, souvent aussi, elle intervient en même temps que la parthénogenèse somatique des troisième ou quatrième degrés.

Chez *Athyrium Filix-femina*, var. *clarissima*, les prothalles naissent, sans méiose préalable, à partir d'une cellule somatique de la paroi d'un sporange; ils sont donc diploïdes et produits par aposporie. Or, ces prothalles forment cependant des anthéridies et des archégones ; dans les anthéridies naissent des spermatozoïdes anormalement gros (ils sont, en effet, diploïdes et c'est là une nouvelle manifestation du R. N. P. : cf. p. 247), très mobiles et doués d'un chimiotactisme normal ; ils ne pourront, toutefois, pas fonctionner, car, dans les archégones, les oosphères dégénèrent, puis disparaissent très pré-

cocement. L'embryon dérive de la prolifération d'un petit groupe de cellules végétatives prothalliennes (Farmer et Digby, 1907).

Chez *Alchimilla sericata*, étudié par Murbeck (1902), le prothalle est diploïde, comme chez toutes les Alchémilles asexuées (cf. p. 872) ; mais, ici, on peut observer, dans un même prothalle, deux embryons contigus (fig. 407) : l'un, né de l'oosphère, est parthénogénétique ; l'autre, évidemment dérivé d'une synergide, peut être considéré comme d'origine apogame.

Ernst et Bernard ont décrit des phénomènes analogues chez *Burmannia cœlestis* (1912). Dans les sacs embryonnaires,diploïdes, de cette plante, les trois cellules situées au voisinage du pôle micropylaire, c'est-à-dire l'oosphère et les deux synergides, sont susceptibles d'un développement simultané en embryon.

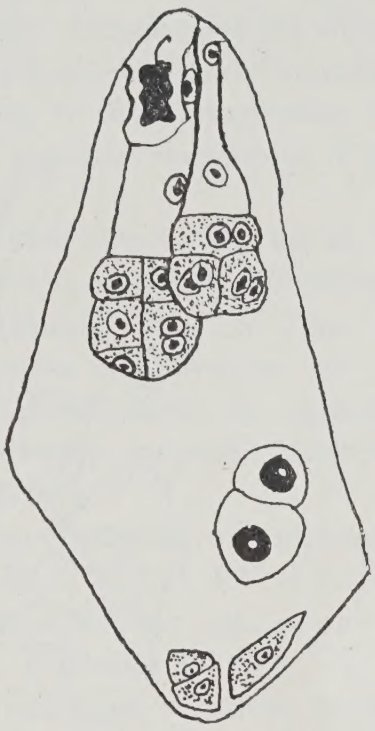


Fig. 407. — Formation apogamique de deux embryons dans le sac embryonnaire d'*Alchemilla sericata* : l'un de ces embryons, né par parthénogenèse somatique, provient d'une oosphère diploïde ; l'autre dérive des cloisonnements d'une synergide : il est apogame (d'après Murbeck, 1902).

Chez *Balanophora elongata*, l'apogamie paraît, d'après les travaux de Treub (1898), beaucoup plus accentuée. Chez cette plante, le sac embryonnaire, dipoïde, se forme normalement jusqu'au stade des huit noyaux ; quatre de ceux-ci occupent une extrémité du sac (extrémité « polaire »), quatre, l'autre extrémité (extrémité « antipolaire ») ; pendant que l'oosphère et les synergides se différencient autour de trois noyaux du groupe « polaire », les quatre noyaux du groupe « antipolaire » disparaissent ; oosphère et synergides ne tardent pas à dégénérer, puis à disparaître à leur tour. Le quatrième noyau du groupe « polaire », seul, subsiste alors. Il donne d'abord naissance, par ses divisions à quelques cellules formant un tissu que Treub homologue à un albumen ; une cellule située dans la profondeur de ce tissu se segmentera, en effet, et deviendra ainsi l'origine d'un embryon très réduit, autour duquel les autres cellules élaboreront d'abondants matériaux de réserve.

Enfin, les cellules végétatives du nucelle sont susceptibles, chez certaines plantes, de devenir l'origine d'embryons diploïdes surnuméraires. Il s'agit alors d'*embryonie nucellaire* ou de *polyembryonie*, car les embryons ainsi formés sont parfois nombreux. La polyembryonie, étudiée pour la première fois par Strasburger, chez *Funkia ovata* (1878), a été observée par Tretjakow (1895) et Hegelmaier (1897) chez *Allium odorum* (elle s'y ajoute à l'apogamie générative signalée plus haut) (1), par Murbeck (1902)

1. Le problème de la polyembryonie, de l'apogamie et, en général, de toute l'embryologie d'*Allium odorum* paraît très complexe (Cf. Schürhoff, 1923 ; et Haberlandt, 1923, 1925).

chez *Alchimilla pastoralis* (fig. 408), par Suessenguth chez *Zygopetalum Mackayi* (1923)

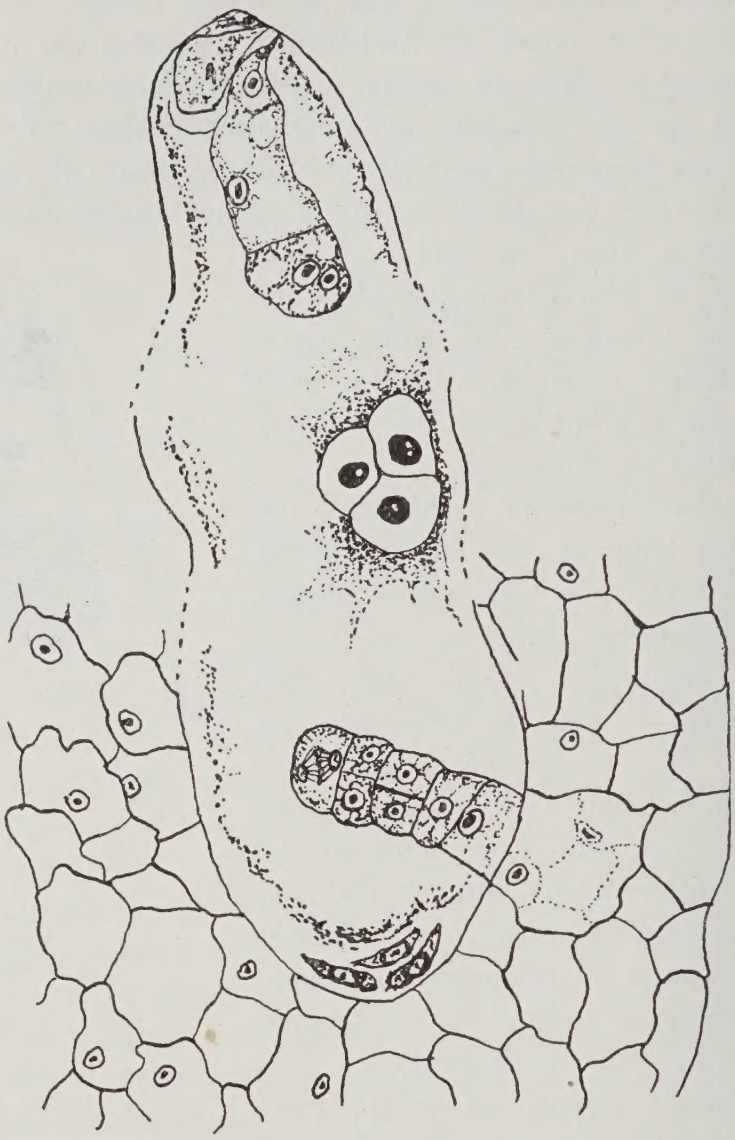


Fig. 408. — Sac embryonnaire d'*Alchimilla pastoralis*. On voit, à la partie supérieure du sac, un embryon bicellulaire, issu de l'oosphère, et une synergide. Au milieu du sac, on distingue trois noyaux (deux noyaux polaires et le noyau de la seconde synergide) en voie de copulation. A la base du sac (un peu au-dessus des trois antipodes), on voit, enfin, un embryon adventif, pluricellulaire, provenant des divisions d'une cellule du nucelle (d'après Murbeck, 1902).

Causes de la parthénogenèse et de l'apogamie.

Le problème des causes de la parthénogenèse et de l'apogamie a été peu étudié chez les Végétaux. Il suffira donc de l'envisager très brièvement ici.

La *parthénogenèse générative* peut être réalisée *artificiellement*. Dès 1896, Klebs réussissait, au cours de recherches classiques, à provoquer la parthénogenèse chez diverses Spirogyres (*Spirogyra varians* ; *Sp. longata* ; *Sp.*

inflata) et Desmidiacées (*Cosmarium* et *Closterium*) ; sa méthode consiste à traiter les gamètes par des agents légèrement hypertoniques, c'est-à-dire déshydratants, mais incapables de léser le protoplasma : une solution de saccharose à 5 %, par exemple, donne de bons résultats. Le point délicat de la méthode est d'agir à l'instant convenable : appliqué trop tôt, le traitement par les agents hypertoniques provoque exclusivement le retour à l'état végétatif du gamète en voie de différenciation ; appliqué trop tard, il n'exerce plus d'action. Chez les Spirogyres, par exemple, l'intervention doit se produire au moment où les cellules sexuelles, déjà reliées par des tubes copulateurs encore fermés à leur extrémité, manifestent un début de contraction de leur protoplasma ; dans ces conditions, la fécondation avorte ; les tubes copulateurs ne s'ouvrent pas, et les protoplastes deviennent des *parthénozygotes* d'aspect normal et capables de germer d'une manière également normale (1).

Overton a réussi, en 1913, à provoquer artificiellement un début de segmentation des oosphères de *Fucus* non fécondées, en traitant celles-ci par des traces d'acide butyrique ou d'acide acétique, ou par de l'eau de mer hypertonique ; Ernst a réalisé des expériences comparables sur les œufs de *Chara*, et Nathansohn a obtenu artificiellement la segmentation parthénogenétique des oosphères de *Marsilia*, en soumettant les prothalles à une élévation modérée de la température.

Tous ces faits sont comparables à ceux,beaucoup plus précis et nombreux, mis en évidence dans les recherches classiques de J. Loeb, d'Y. Delage de F. R. et R. S. Lillie, Bataillon, Brachet, Herlant, etc... sur la parthénogenèse artificielle, des œufs d'Oursins, d'Etoiles de Mer ou de Grenouille, provoquée par des agents physico-chimiques : solutions hypertoniques ou solutions diluées de certains sels, d'ammoniaque ou de tanins, élévation de température, traumatismes, etc... La grande influence des facteurs physico-chimiques sur la prolifération cellulaire a, d'ailleurs, été indiquée déjà dans un précédent chapitre de cet ouvrage.

Enfin, la parthénogenèse générative a été attribuée encore à un autre facteur : à l'intervention de ces *hormones nécrotiques* dont Haberlandt s'efforce de démontrer l'existence et de révéler l'action dans les circonstances les plus diverses. Dans cet ordre d'idées, Haberlandt a réussi, en traumatisant, au moyen d'une fine aiguille, un ovule d'*Oenothera*, à obtenir la segmentation parthénogénétique de l'oosphère qui s'y trouvait contenue ; et l'auteur allemand ne doute pas qu'il faille rapporter à une cause de cet ordre l'origine des mutants haploïdes décrits chez divers Végétaux supérieurs. Peut-être un rapprochement serait-il indiqué entre ces faits et ceux de parthénogenèse artificielle, par piqûre, des œufs de Grenouille, suivant la méthode de Bataillon.

1. Il est intéressant, du point de vue de la différenciation des sexes, de remarquer que toutes les cellules sexuelles, celles dont le protoplaste se serait déplacé par le tube copulateur, comme celles dont le protoplaste serait resté immobile, sont susceptibles de devenir des parthénozygotes. Chez *Sp. inflata*, toutefois, les cellules de la seconde catégorie (immobiles) paraissent être plus facilement transformables en parthénozygotes.

Sauf, peut-être, chez les Algues inférieures, tous ces agents physico-chimiques ne provoquent qu'un développement incomplet ou même très réduit et les rares mutants haploïdes observés dans la nature présentent, on le sait, une vitalité amoindrie. Il n'en est pas de même des Végétaux doués de parthénogenèse somatique, ou des Végétaux apogames ; l'origine des uns et des autres doit donc considérablement différer de l'origine des plantes à parthénogenèse haploïde

Les Végétaux à parthénogenèse diploïde, ou apogames, présentent en commun le caractère d'être doués d'une grande vitalité et, parfois, d'une grande vigueur ; comme le fait remarquer Chiarugi à propos des *Ochna* apogames, ces plantes, dont la sexualité est dégradée, offrent, en revanche, des signes d'une grande exaltation de toute leur vie végétative. Or, les *hybrides* présentent ces mêmes caractères : souvent beaucoup plus vigoureux, plus exubérants dans leur développement, que les espèces parentes, ils sont, en outre, parthénogénétiques diploïdes et l'on peut retrouver, chez eux, les particularités cytologiques qui caractérisent, au moment de la méiose, les plantes à parthénogenèse somatique.

Aussi Ernst a-t-il admis, dans une théorie classique, que les plantes parthénogénétiques ou apogames doivent leur origine à un phénomène, plus ou moins lointain, d'hybridation ; puis il a tenté d'appliquer cette théorie à divers cas concrets, entre autres à celui de *Chara crinita*. Cette Algue est connue, depuis longtemps, dans les eaux douces de presque toute l'Europe ; mais, dans la plupart de ses stations, elle n'existe qu'à l'état d'individus femelles se reproduisant exclusivement par parthénogenèse. En Hongrie et en Sicile, toutefois, on a découvert des peuplements de *Chara crinita* comprenant, à côté d'individus parthénogénétiques de type courant, des individus sexués, mâles et femelles ; or, les individus sexués, mâles et femelles, présentent 12 chromosomes, tandis que les individus parthénogénétiques en possèdent constamment 24 ; ces derniers sont donc diploïdes et leur parthénogenèse est du type somatique. Ernst émet alors l'hypothèse que la plante parthénogénétique est un hybride, *Chara hybrida*, dérivé de *Chara crinita*, comme parent maternel, et d'une espèce encore indéterminée comme parent paternel ; cet hybride, doué, suivant la règle, d'une grande vitalité, s'est répandu dans toute l'Europe, alors que son parent maternel, au moins, reste géographiquement très localisé.

Mais cette hypothèse relative à l'origine du *Chara* parthénogénétique n'a pas été expérimentalement vérifiée et Winkler l'a critiquée d'une manière très vive. Pour Winkler, l'origine du *Chara crinita* parthénogénétique doit être recherchée dans un doublement accidentel du nombre des chromosomes survenu quelque part dans le cycle vital d'une plante haploïde normale, après la méiose, par exemple : deux des noyaux de la tétrade formée alors (cf. p. 819) à l'intérieur de l'œuf, tétrade dont trois éléments disparaissent normalement, auraient seuls été éliminés ; les deux autres noyaux se seraient alors fusionnés, donnant ainsi naissance à un gamétophyte diploïde. Il semble que l'hypothèse de Winkler soit moins satisfaisante que celle d'Ernst : les plantes à gamétophyte diploïde et à spo-

rophyte tétraploïde sont parfaitement fertiles (cf. p. 900) et présentent certains caractères que l'on chercherait en vain chez le *Chara* parthénogénétique. Et la théorie d'Ernst paraît être, jusqu'à nouvel ordre, la solution la moins risquée du problème de l'origine des espèces parthénogénétiques ou apogames.

LES ASPECTS CYTOLOGIQUES DES PROBLÈMES DE LA DÉTERMINATION DU SEXE

Blakeslee a proposé la nomenclature suivante pour exprimer les divers types de répartition du sexe rencontrés chez les Végétaux.

Les plantes chez lesquelles le même gamétophyte produit à la fois des gamètes mâles et des gamètes femelles sont dites *homothalliques*.

Quand un même gamétophyte produit exclusivement des gamètes d'un seul sexe, on qualifie la plante d'*hétérothallique*.

Les Végétaux *homophytiques* sont ceux chez lesquels un même sporophyte produit des tétraspores donnant naissance à des gamétophytes de l'un et l'autre sexe.

Les Végétaux *hétérophytiques*, enfin, sont ceux dont un même sporophyte produit des tétraspores qui donneront exclusivement naissance à des gamétophytes porteurs d'un seul sexe.

En combinant ces diverses notions, il est facile de reconnaître que l'on peut, en définitive, distribuer les Végétaux, du point de vue de la répartition du sexe, en trois catégories.

A. — Les *homophytiques et homothalliques* : tels sont, par exemple, tous ces Eumycètes ou Mucorinées dont n'importe quelle spore, cultivée isolément (culture monosporique), germe en un mycélium primaire, capable de produire des gamètes ; telles sont aussi les Mousses dites hermaphrodites ou monoïques et un très grand nombre de Végétaux inférieurs.

B. — Les *homophytiques et hétérothalliques* : tels sont, par exemple, les Siphomycètes (cf. p. 498) ou Eumycètes (cf. p. 769) dont les individus d'origine monosporique, cultivés isolément, ne fructifient jamais, les Sélaginelles, les Phanérogames hermaphrodites ou monoïques.

C. — Les *hétérophytiques et hétérothalliques*, plantes dont les Bryophytes et les Phanérogames dioïques sont les seuls exemples connus.

Le problème de la détermination du sexe ne se pose pas, au moins du point de vue cytologique, pour les Végétaux de la première catégorie (homotyphiques-homothalliques) ; il se pose, par contre, pour les Végétaux des deux autres catégories et les solutions qui lui ont été données peuvent être ramenées à deux ; il existe, en effet, deux théories de la détermination du sexe reposant sur des arguments d'ordre cytologique : la *théorie chromosomique* et la *théorie chimique* ; on les envisagera successivement.

LA THÉORIE CHROMOSOMIQUE

C'est la théorie généralement admise aujourd'hui ; c'est, notamment, sur la base de cette théorie que Correns a exposé (1928), dans un magistral ouvrage, tous les faits et problèmes relatifs à la détermination du sexe chez les Végétaux. On examinera comment cette théorie rend compte de la détermination du sexe, d'abord chez les homophytiques et hétérothalliques, ensuite chez les hétérophytiques.

Cas des homophytiques et hétérothalliques.

Certains Thallophytes homophytiques-hétérothalliques se prêtent particulièrement bien à l'expérimentation relative aux problèmes du déterminisme des sexes : chez les Thallophytes de ce type, et qui produisent des tétraspores (Bryophytes, Basidiomycètes, Ascomycètes), le sexe est déterminé *au moment de la formation de celles-ci* ; de plus, on a pu démontrer que, chez de nombreux Basidiomycètes et chez quelques Bryophytes hétérothalliques, deux des spores de chaque tétrade donnent régulièrement naissance à des gamétophytes mâles, les deux autres à des gamétophytes femelles. La détermination du sexe coïncide, par conséquent, chez ces plantes avec l'achèvement de la méiose ; les potentialités mâles et femelles, confondues après la fécondation, sont de nouveau distinctes après la méiose, l'état sexué étant ainsi, comme l'état haploïde, une propriété du gamétophyte.

Ces faits incitent évidemment à penser que la détermination du sexe est avant tout, un processus d'ordre cytologique ayant pour acteur le noyau et se déroulant au moment de la réduction chromatique. On est même en droit de préciser cette hypothèse et d'admettre que la détermination du sexe est un phénomène chromosomique ; le sexe mâle et le sexe femelle apparaissent comme un couple de caractères antagonistes ayant pour cause deux chromosomes homologues ; ces caractères sont disjoints quand les couples chromosomiques sont dissociés, à la métaphase hétérotypique ; après la mitose homéotypique, chacun d'eux se trouve donc réparti dans la moitié des tétraspores, de même que se trouve réparti, dans la moitié des tétraspores, n'importe quel caractère mendélien (cf. p. 922). La fécondation implique ensuite la réunion de deux caractère antagonistes ; en langage de généticien, on dit que les œufs, puis les sporophytes auxquels ils donnent naissance, comportant ainsi toujours deux caractères antagonistes, sont constamment *hétérozygotes* pour ces caractères.

Les Thallophytes sans tétraspores, c'est-à-dire les Siphomycètes hétérothalliques, de même que les Phanérogames homophytiques-hétérothalliques sont beaucoup moins favorables que les objets précédents à la défense d'une théorie chromosomique du sexe.

Chez les Saprolégniacées ou Mucorinées hétérothalliques, la détermina-

tion du sexe paraît avoir lieu, d'après les belles recherches de Blakeslee, de Burgeff et de Couch, au moment de la germination de l'œuf, ou dans l'organe immédiatement issu de la germination : siphon ou sporange, et alors à une phase apparemment variable du développement de ceux-ci (cf. p. 821). On ne saurait donc fixer, pour le phénomène de la segrégation des sexes chez ces Champignons, un instant précis ; *a fortiori*, rien ne démontre absolument que cette ségrégation coïncide avec la méiose ; ce phénomène n'a, d'ailleurs, jamais été directement observé chez les Mucorinées et l'on ne peut savoir avec certitude le moment auquel il se produit. Quant à l'expérience de Burgeff, consistant à introduire, dans un tube sporangifère + de *Phycomyces nitens*, l'extrémité d'un tube sporangifère —, et *vice-versa*, puis à mêler les deux protoplasmas, son résultat, c'est-à-dire la synthèse, à partir de ce protoplasma mixte, d'un mycélium neutre, à la fois + et —, n'est pas, du point de vue spécial des noyaux, absolument démonstratif ; ceux-ci n'ont pas été, en effet, isolés de la masse de cytoplasma dans laquelle il sont suspendus.

Chez les Phanérogames homophytiques, d'autre part, il semble bien que la détermination du sexe ait lieu avant la réduction chromatique ; celle-ci se produit, en effet, dans des organes apparemment sexualisés déjà : dans l'anthère ou dans l'ovule ; les cellules-mères primordiales des grains de pollen ou du sac embryonnaire sont des éléments dont la tendance sexuelle paraît fixée dès avant la réduction chromatique. Quant à la possibilité d'inversions sexuelles (c'est-à-dire l'apparition de prothalles de type mâle dans des ovules ou de type femelle dans des anthères), dans certains cas pathologiques ou chez certaines plantes apogames, elle ne prouve rien contre la prédétermination normale des sexes ; dans tous ces cas, en effet, le métabolisme est profondément troublé, et ces faits ne peuvent que fournir des arguments aux partisans d'une théorie chimique.

Cas des hétérophytiques-hétérothalliques.

La théorie chromosomique suppose que, chez les homophytiques-hétérothalliques, les caractères mâle et femelle forment constamment, dans le sporophyte, un couple antagoniste (sporophyte toujours hétérozygote) ; pour rendre compte du comportement des hétérophytiques, elle admet que les sporophytes capables de produire l'un des sexes sont caractérisés par un chromosome sans équivalent dans les sporophytes producteurs de l'autre sexe ; ce chromosome peut, d'ailleurs, être soit isolé et n'avoir ainsi point de partenaire synaptique, soit associé à un chromosome identique à ceux qui caractérisent l'autre sexe ; en langage de généticien, on dit que les hétérophytiques sont *hétérozygotes* pour un sexe (le sexe dont le sporophyte est caractérisé par un chromosome isolé ou par un couple de chromosomes différents), *homozygotes* pour l'autre sexe. Cette conception est appuyée sur les faits suivants.

Mc Clung (1899) étudiant l'ovogenèse et la spermatogenèse chez divers

Insectes, reconnut que tous les gamètes mâles ne présentent pas un noyau identique : la moitié des spermatozoïdes, en effet, possède un noyau dans lequel existe un corpuscule chromatique assez volumineux, déjà observé par Henking et interprété par lui comme étant un nucléole, mais que Mc Clung démontra être, en dépit de caractères assez spéciaux, un chromosome surnuméraire ; il le dénomma *extrachromosome* et, de suite, pensa que cet élément pourrait intervenir dans le déterminisme du sexe : les œufs fécondés par un spermatozoïde avec extrachromosome (1) se développeraient en individus d'un sexe, ceux fécondés par un spermatozoïde sans extrachromosome, en individus de l'autre sexe ; la proportion entre mâles et femelles serait ainsi, comme dans la réalité, approximativement la même. Paulmier (1899), Montgomery, de Sinéty (1901), découvraient des faits analogues ; depuis, les travaux de Boveri, E. B. Wilson, Painter, Payne, Seiler, etc..., ont révélé l'existence, chez des espèces appartenant aux groupes les plus divers du règne animal, d'un dimorphisme caryologique du mâle et de la femelle ; les noyaux des individus d'un sexe renferment un ou plusieurs chromosomes n'existant pas dans ceux des individus de l'autre sexe. La méiose, par son jeu réducteur, conduit, soit dans le sexe mâle, soit dans le sexe femelle, à la formation de deux sortes de gamètes, différant par la présence ou l'absence du ou des chromosomes accessoires ; la fécondation produit ainsi des œufs n'ayant pas la même constitution nucléaire : les uns, pourvus de la formule chromosomique du mâle, se développeront en mâles ; les autres en femelles.

Des faits du même ordre devaient exister chez les Végétaux dioïques. C. E. Allen entreprit de les rechercher chez les Hépatiques du genre *Sphaerocarpus*, dont le dimorphisme sexuel est très accusé (fig. 409, A et D); C. Douin avait, en outre, montré, dès 1909, par l'étude du *Sphaerocarpus Michelii* et de *S. texanus* que, d'une manière générale, deux des spores d'une tétrade se développent en individus mâles, les deux autres en individus femelles ; cela laissait supposer un mécanisme chromosomique, bien que Strasburger, la même année (1909), n'ait pu, chez la même plante, découvrir aucune différence entre les noyaux des mâles et ceux des femelles. Des premières tentatives faites par Allen, en 1914, sur des *Sphaerocarpus Michelii* recueillis à Bois-le-Roi, ne donnèrent aucun résultat nouveau ; mais, dès 1916, le cytologiste américain put obtenir, par la culture en serre, de vigoureux individus de *S. Donnellii* et découvrir le dimorphisme sexuel de leurs noyaux. Ce fut le premier cas de ce genre connu dans le règne végétal. Les noyaux du sporophyte renferment 16 chromosomes ; 14 sont de même taille ; 1 est plus volumineux et 1 plus petit que les autres (fig. 409, dont la légende indique les réserves que comporte cette assertion). Ces deux derniers éléments sont dissociés par la méiose

1. Ces chromosomes sont, de préférence, désignés actuellement sous le nom d'*hétérochromosomes*, créé par Montgomery (1904). Aux hétérochromosomes, on oppose les chromosomes de type banal, appelés *autosomes* par Montgomery (1906), *euchromosomes* par Mc Clung (1914).

(dont Allen n'a pu observer tous les détails) ; deux spores ont leur noyau pourvu du gros chromosome (chromosome X), les deux autres du petit chromosome (chromosome Y) ; celles-ci germent en individus mâles, celles-là en individus femelles. Miss Schacke (1919) a retrouvé les mêmes proces-

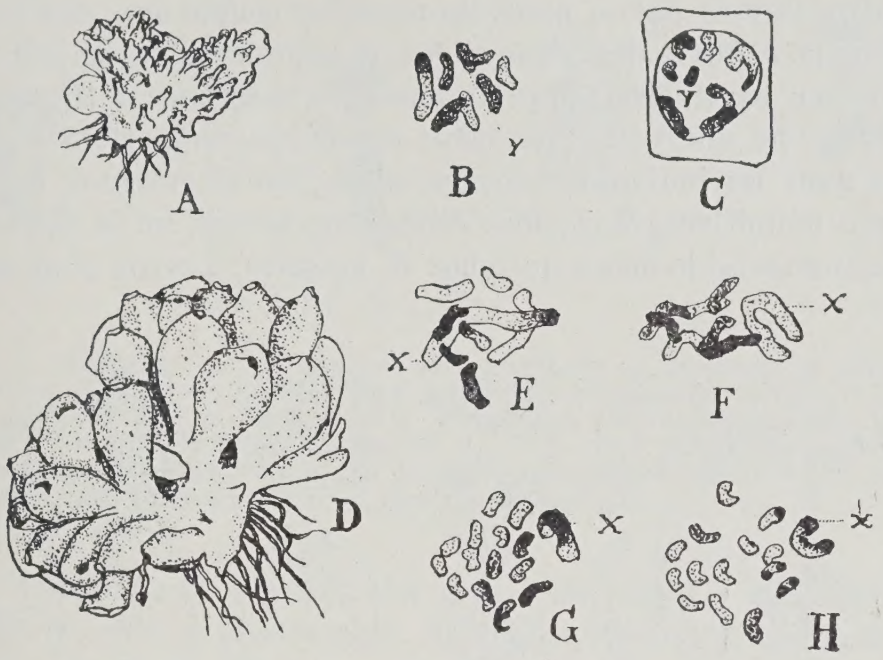


Fig. 409. — Chromosomes « sexuels » chez *Sphaerocarpus Donnellii*. — A. Individu (gamétophyte) mâle. — B, C, les huit chromosomes des individus mâles : noter la présence du chromosome Y, plus petit que les autres. — D. Individu (gamétophyte) femelle. — E, F, les huit chromosomes des individus femelles, dont le chromosome X, plus grand que les autres. — G, H, les chromosomes du sporophyte : on remarquera que 15 chromosomes seulement, dont le chromosome X, sont figurés ; Allen n'a point vu à ce stade, en effet, le chromosome Y : lacune regrettable, mais due, peut-être, à un accident de technique, car Allen aurait ensuite observé ce chromosome dans la moitié des figures de la mitose homéotypique (d'après Allen, 1919).

sus chez *S. texanus* ; puis Lorbeer les a signalés, à son tour, chez d'autres Hépatiques (1). Ils sont comparables à ceux connus, depuis les recherches de Montgomery (1901) et d'E. B. Wilson (1905), sur les Hémiptères du type *Lygaeus turcicus*.

1. Heitz a décrit, plus récemment (1927, 1928), un dimorphisme chromosomique de même type chez diverses Mousses ou Hépatiques. Il remarque, en outre, que les chromosomes caractéristiques des sexes, ou hétérochromosomes, ne subissent pas les transformations télophasiques normales (creusement, décoloration, etc...) que présentent les chromosomes de type banal, ou euchromosomes ; pour exprimer ce fait, les hétérochromosomes sont qualifiés d'*hétéropycnotiques*. Dès lors, Heitz considère tout chromosome comme formé de deux chromatines : l'une, l'*euchromatine*, se dissout à la télophase ; elle constitue une grande partie de la masse des euchromosomes ; l'autre, l'*hétérochromatine*, subsiste à la télophase : elle est prépondérante dans la constitution des hétérochromosomes ; dans les euchromosomes, elle se trouve à l'état de petites granulations qui persistent dans le noyau quiescent et autour desquelles, à la prophase suivante, l'euchromatine se condensera de nouveau. Cette conception paraît, à tous égards, très critiquable (Kühn, 1929 ; Eichhorn, 1931 ; Jaretzky, 1931) ; les phénomènes d'hétéropycnose existent incontestablement et sont bien connus, chez les Animaux, depuis les recherches d'Henking sur l'Hémiptère *Pyrrhocoris* (1892) ; mais ils présentent de nombreuses modalités différentes et, surtout, ne sont pas constants. On ne saurait donc les utiliser dans l'édification d'une théorie générale de la structure des chromosomes.

Santos a été l'un des premiers à mettre en évidence, chez une plante à fleurs dioïques, une hétérogénéité du lot chromosomique analogue à celle signalée chez *Sphaerocarpus*. Chez les individus mâles d'*Elodea gigantea*, il existe 48 chromosomes somatiques, dont un est très petit. Ces éléments se groupent,lors de la méiose,en 24 paires, soit 23 paires de taille normale, et une paire formée par le petit chromosome couplé avec chromosome de taille normale. Après la deuxième cinèse, le petit chromosome échoit à deux tétrades et son partenaire, plus volumineux, à deux autres (fig. 410). L'auteur n'ayant pu analyser, chez cette espèce, le comportement des chromosomes dans les individus femelles, n'est pas en mesure de tirer des conclusions définitives. Mais, chez *Elodea canadensis*, où la disposition des 48 chromosomes est la même que chez *E. gigantea*, Santos peut achever sa

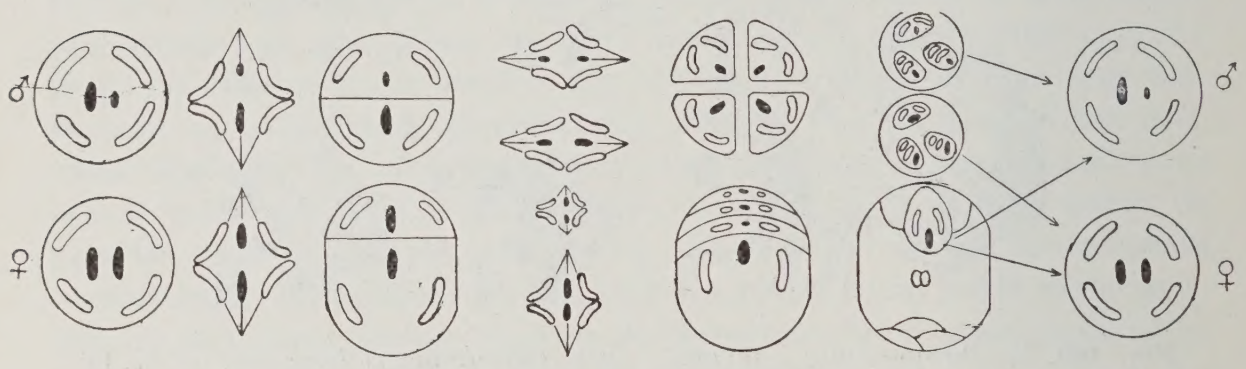


Fig. 410. — Schéma indiquant le jeu des hétérochromosomes chez les Angiospermes du type *Elodea* (type *Lygaeus* des Animaux) ou type XY-XX. — La série d'images supérieure représente le comportement des hétérochromosomes au cours de la formation du pollen (méiose), la série inférieure au cours de la formation du sac embryonnaire ; les flèches indiquent les diverses possibilités de fécondation. Le stock d'autosomes est figuré conventionnellement par quatre chromosomes « blancs » ; les hétérochromosomes sont dessinés en noir (d'après Sharp-Jaretzky, 1931).

description : il existe, chez les femelles, une paire de grands chromosomes semblables au volumineux partenaire de la paire hétérogène des mâles. Ce couple du mâle, étant désigné par XY, le couple de la femelle sera XX ; il y a donc deux sortes de grains de pollen, ceux contenant X et ceux contenant Y ; et Santos remarque que les noyaux de ces derniers sont nettement plus petits que ceux pourvus du chromosome X. Il n'existe, par contre, qu'une seule catégorie d'oosphères, avec noyau pourvu d'un chromosome X. La fécondation d'une oosphère par un spermatozoïde à X donnera un œuf à destinée femelle, par un spermatozoïde à Y un œuf à destinée mâle (fig. 410). Ces phénomènes sont identiques ceux existant chez les Animaux du type *Lygaeus* (1).

Ce type *Lygaeus* ou type XY (♂) XX (♀) existe chez *Melandrium album* d'après les recherches de Miss Blackburn, de Winge et de Heitz. Les images présentées par Winge sont particulièrement nettes : le chromo-

1. Le type *Lygaeus* paraît très répandu chez les Insectes ; il existe aussi chez certains Vertébrés et chez l'Homme (Painter, 1922).

some X est un volumineux élément ; il est dissocié, à la méiose, de son partenaire des individus mâles, le chromosome Y, de même forme, mais de dimensions moitié moindres (fig. 411, *1*). CORRENS avait déjà remarqué

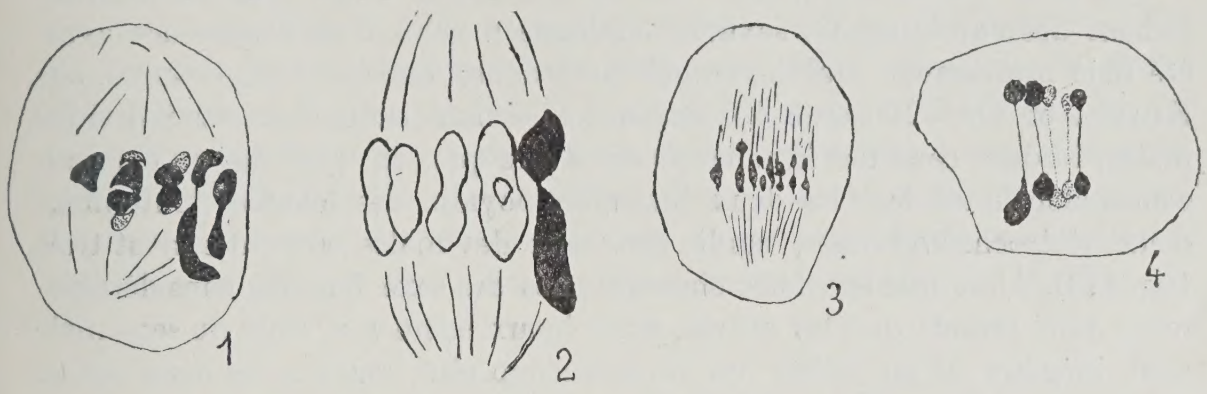


FIG. 411. — 1. Métaphase hétérotypique dans l'anthère de *Melandrium album* (d'après WINGE, 1923). — 2. Métaphase hétérotypique dans l'anthère d'*Humulus lupulus* (d'après WINGE, 1923). — 3. Métaphase hétérotypique dans l'anthère de *Populus balsamifera* (d'après MEURMAN, 1925). — 4. Anaphase hétérotypique dans l'anthère de *Valeriana dioica* (d'après MEURMAN, 1925). — Toutes ces figures montrent le groupe XY en voie de disjonction.

que, chez *Melandrium*, il existe des grains de pollen « producteurs de femelles » et d'autres « producteurs de mâles », ceux-ci germant moins rapidement que ceux-là. Des chromosomes sexuels de même type existent aussi, d'après WINGE, chez *Humulus lupulus* et *H. japonica* (fig. 411, *2*).

Chez *Vallisneria spiralis*, WINGE a décrit des chromosomes sexuels se comportant d'une autre manière que dans les cas précédents. Les noyaux

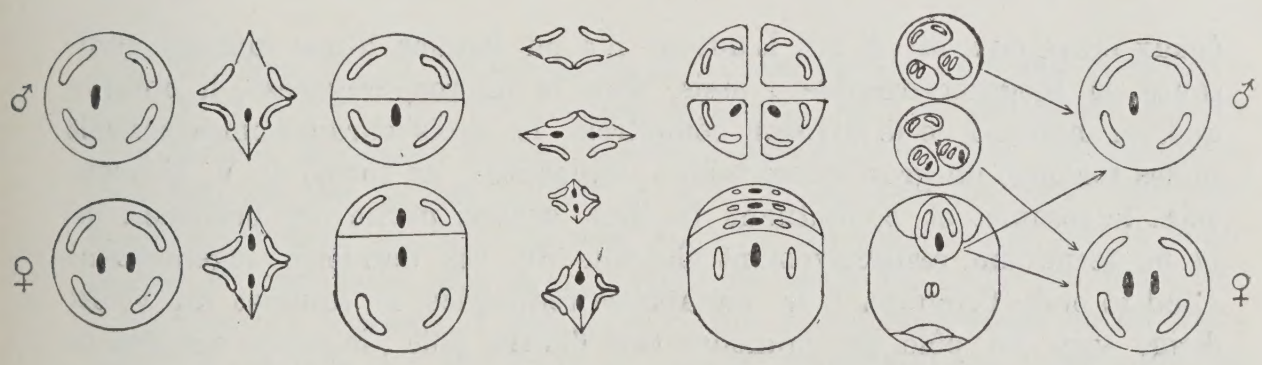


FIG. 412. — Schéma indiquant le jeu des hétérochromosomes chez les Angiospermes du type *Vallisneria* (type *Protenor* des Animaux) ou type XO-XX. — Mêmes conventions que pour la fig. 410 (d'après SHARP-JARETZKY, 1931).

des mâles renfermeraient 17 chromosomes. A la prophase réductrice de la cellule-mère des grains de pollen, 8 gemini se formeraient ; un chromosome resterait sans partenaire : ce serait le chromosome X ; il serait entraîné à l'un des pôles de la première cinèse ; deux grains de pollen sur quatre en seraient donc dotés. On suppose — sans preuves cytologiques — que les noyaux des individus femelles contiennent deux chromosomes X ; les spermatozoïdes pourvus de X produiraient des œufs femelles ; ceux dépourvus de chromosome sexuel, des œufs mâles ; ce type (fig. 412) est

désigné par le symbole XO. Il a été mis en évidence, pour la première fois, par les travaux de Montgomery et de Wilson chez l'Hémiptère *Protenor belfragi* (1).

Sinoto a décrit (1924), chez *Rumex Acetosa*, un autre type de comportement des chromosomes sexuels, analogue à celui dont l'existence avait été déjà brièvement établie, l'année précédente, dans la même espèce, par Kihara et Ono. Il existe 15 chromosomes dans les noyaux des individus mâles, 14 dans ceux des femelles ; c'est-à-dire que, en plus des 12 chromosomes identiques dans les deux sexes, les noyaux des femelles renferment deux hétérochromosomes, tandis que ceux des mâles en contiennent trois (fig. 413). Alors que les deux chromosomes du sexe femelle, considérablement plus grands que les autres, sont égaux entre eux, ceux du sexe mâle sont inégaux : il en existe un, *m*, beaucoup plus long que les deux autres

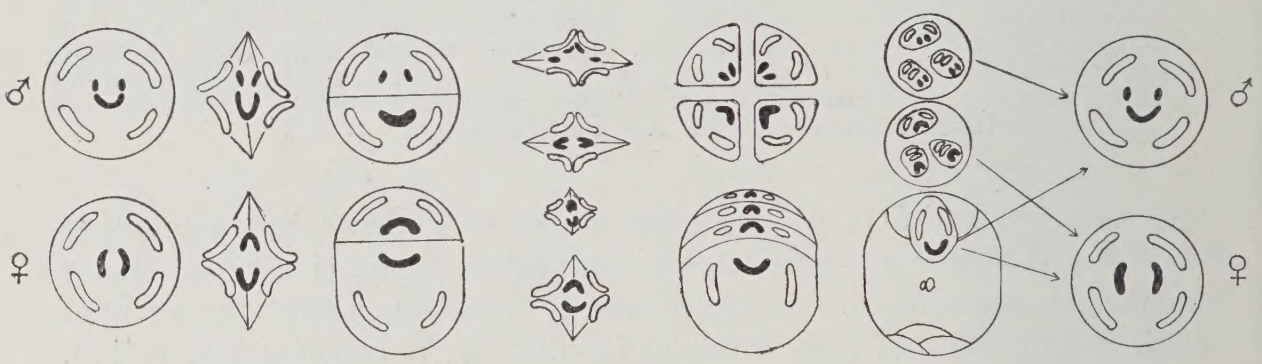


Fig. 413. — Schéma indiquant le jeu des hétérochromosomes chez les Angiospermes du type *Rumex Acetosa*, ou type XY *n*-XX. — Mêmes conventions que pour la fig. 410 (d'après Sharp-Jaretzky, 1931).

égaux entre eux, m^1 et m^2. L'auteur n'a pu étudier, d'une manière suffisante, la mégasporogenèse ; mais, dans la microsporogenèse, il observe que, au moment de la division réductrice, les trois chromosomes sexuels mâles forment un gros chromosome « tripartite », en forme de V, M occupant le sommet et constituant la plus grande partie des branches, m^1 et m^2 terminant respectivement chacune de ces dernières (agencement « end to end » typique). A la métaphase réductrice, le sommet du V est dirigé vers un pôle, les branches vers l'autre pôle ; la cinèse dissocie ce chromosome tripartite (fig. 414, *1* et *2*), M allant à un pôle, m^1 et m^2 à l'autre (fig. 414,*3*). Il existe donc deux sortes de grains de pollen : des grains à 7 chromosomes (6 ordinaires + M) et des grains à 8 chromosomes (6 ordinaires + m^1 + m^2). A la fécondation, les grains de pollen de la première sorte donneront des femelles (ces dernières seraient donc caractérisées par deux M), ceux de la seconde sorte, des mâles ; ces derniers sont donc déterminés par m^1 et m^2 qui constituent ainsi un complexe Y ; d'où le symbole XY *n* désignant ce type de comportement (fig. 413).

1. Ce type d'hétérochromosomes a été retrouvé, en 1929, par Sinoto chez *Xanthoxylum piperitum* et par Schussnig chez *Cladophora glomerata* ; mais ces descriptions comme, d'ailleurs, celles de Winge et de Meurman, ont été contestées et l'existence du type X O chez les Végétaux n'a pas encore été rigoureusement démontrée.

Harrison a déterminé les proportions respectives des individus mâles et femelles d'un assez grand nombre d'espèces anglaises de *Salix*. Chez certaines (*S. aurita* ou *cinerea*, par exemple), la proportion des mâles est faible par rapport à celle des femelles. Pour expliquer ces anomalies, l'auteur fait, entre autres facteurs possibles, intervenir les chromosomes. Les espèces avec le nombre normal de mâles sont aussi celles avec le chiffre chromosomique le plus faible (*S. Caprea*, *purpurea*, à 38 chromosomes). Les autres espèces se groupent plus ou moins nettement en une série polyploïde avec 76, 88, 114 chromosomes. Plus le nombre des chromosomes est élevé, plus celui des mâles est faible. Harrison admet que les formes diploïdes simples ont une paire de chromosomes sexuels ; les femelles ont

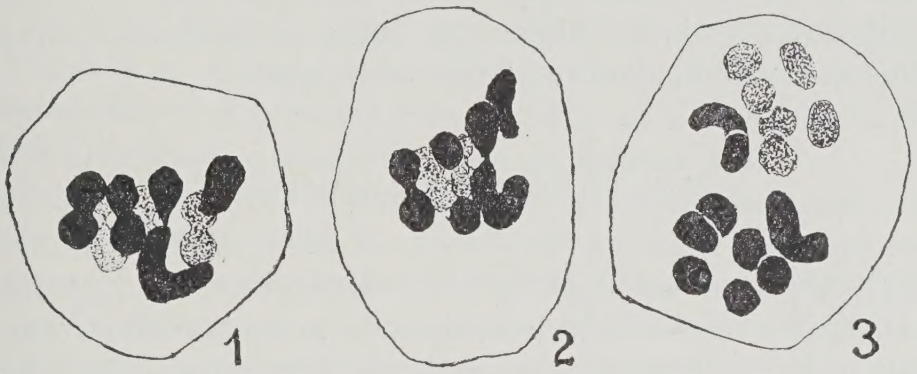


Fig. 414. — 1 et 2. Métaphase hétérotypique chez *Rumex Acetosa* (microsporogenèse) : le chromosome M est encore attaché à m^1 et déjà séparé de m^2. — 3. Stade ultérieur : le chromosome X (M) est dans le groupe chromosomique inférieur, les chromosomes *y* (m^2 et m^1) dans le groupe supérieur (d'après Jaretzky, 1928).

XX, les mâles XY. Trois catégories de formes tétraploïdes sont possibles : XXXX, 2 XXXY, XXYY : ce qui correspondrait, en admettant que les faits fussent analogues à ceux observés par Bridge, chez *Drosophila*, à trois femelles (les formes XXXX et XXXY, ces dernières deux fois plus nombreuses) pour un mâle (formes XXYY). On conçoit que plus la polyploïdie est accentuée, plus la proportion des individus mâles est diminuée.

Meurman a récemment publié (1925) une importante étude sur les chromosomes sexuels des Végétaux. L'auteur, travaillant au laboratoire de Winge, montre que les individus mâles de *Populus trichocarpa*, *P. balsamifera* et *P. Simoni*, *Valeriana dioica* et sans doute aussi *Urtica dioica* présentent une paire XY en plus de 36 chromosomes ordinaires chez *Populus*, et 14 chez *Valeriana*. Le type *Protenor* mis en évidence par Winge chez *Vallisneria* est retrouvé chez *Dioscorea sinuata* (1). Enfin, le type XY*n* connu chez *Rumex Acetosa* existe aussi chez *Rumex thyrsiflorus*, tandis que, chez *Rumex Acetosella*, Meurman observe deux chromosomes X pour un seul Y. Les recherches plus récentes de Sinoto et de Kiyohara (1928) auraient conduit ces auteurs à mettre en évidence un dimorphisme chro-

1. D'après Hirata (1924) et Sinoto (1928), cependant, *Cannabis* appartiendrait au type *Lygaeus-Elodea* (type XX-XY).

mosomique du type *Lygaeus* dans les genres *Morus*, *Cudrania*, *Daphniphyllum*, *Datisca*, *Trichosanthes*, *Hydrilla* et *Trachycarpus*. Enfin, les travaux de KIHARA (1926) et de JARETZKY (1928) ont étendu à plusieurs autres espèces de *Rumex* les résultats obtenus par l'étude de *R. Acetosa*.

Des chromosomes sexuels distincts n'existent cependant pas chez tous les Végétaux dioïques ; WINGE n'en a pas trouvé chez *Spinacia oleracea*, MAC PHEE chez *Cannabis*, MEURMAN chez *Ribes alpinum*, *Carica Papaya*, *Bryonia dioica*, *Tamus communis* et *Dioscorea caucasica*, et SHOWALTER en a cherché vainement chez les Hépatiques *Conocephalum conicum* et *Riccardia pinguis*, où l'on aurait cependant pu s'attendre à retrouver des processus analogues à ceux décrits par ALLEN. Il est vrai que cette absence de chromosomes sexuels visiblement distincts ne saurait être considérée comme un argument s'opposant à l'interprétation chromosomique du déterminisme sexuel : les différences entre chromosomes peuvent être exclusivement, en effet, d'ordre physico-chimique.

LA THÉORIE CHIMIQUE

La théorie chimique a été récemment introduite dans la Science par JOYET-LAVERGNE. Etudiant les constituants protoplasmiques des Sporozoaires, ce savant remarqua, chez certaines Grégarines, unisexuées, mais dont les cellules sont, dans l'un et l'autre sexe, identiques par leur taille et leur forme, des différences sexuelles d'ordre cytologique : le cytoplasme, le chondriome, les réserves protéiques de la femelle fixent moins fortement les colorants que chez le mâle et, dans l'ensemble, le protoplasme femelle se révèle plus réducteur que le protoplasme mâle ; son rH^2, mesuré au moyen d'une méthode microcolorimétrique spéciale, décrite par JOYET LAVERGNE, se révèle, en effet, d'une valeur inférieure à celle du rH^2 protoplasmique du mâle. Le chondriome est plus abondant chez le mâle que chez la femelle et les réserves lipoïdiques, au contraire, plus abondantes chez la femelle, où elles se transforment en graisses ; ces différences protoplasmiques apparaissent très précocement au cours du cycle sexué des Grégarines ; elles précèdent nettement les différences, antérieurement signalées par d'autres auteurs, dans les affinités des noyaux pour les colorants.

JOYET-LAVERGNE fut alors conduit à rechercher la généralité de telles différenciations. Il constate ainsi que, parmi les spores d'*Equisetum arvense*, *E. limosum*, et *E. maximum*, toutes identiques morphologiquement, mais destinées à produire, les unes des gamétophytes mâles, les autres des gamétophytes femelles, on peut distinguer, par la recherche du rH^2, deux catégories : certaines spores sont, en effet, moins réductrices que les autres ; celles-ci, qui sont aussi plus riches en graisses, ont été considérées comme femelles, celles-là comme mâles ; or, les spores les plus réductrices sont aussi les plus nombreuses et MACKEL a constaté que les prothalles femelles ou hermaphrodites sont, chez les Prêles, plus nombreux que les prothalles mâles.

Dans un autre domaine, on a remarqué que les lignées + de Mucorinées ont un pouvoir réducteur (Satina et Blakeslee) et une teneur en graisses (*Mucor hiemalis*, Chodat et Schopfer) plus élevés que dans les lignées — ; les thalles + seraient donc femelles et les thalles —, mâles.

Divers auteurs (Manoilov et Grünberg, Schratz), appliquant à des Angiospermes dioïques la réaction de Maniolov (réaction interprétée comme indiquant l'intensité du pouvoir réducteur des tissus) ont noté que les individus femelles seraient plus réducteurs que les mâles.

Enfin, Joyet-Lavergne annonce lui-même que les ovules de diverses Angiospermes ont un rH^2 moindre et une plus forte teneur en graisses que les anthères.

De ces divers faits et d'une série d'autres, à la vérité concordants, concernant des objets animaux, Joyet-Lavergne conclut que la détermination du sexe dépend, avant tout, de facteurs physico-chimiques : facteurs externes, en relation avec le milieu ; facteurs internes en relation avec le métabolisme, et pouvant être modifiés, au moment de la fécondation, par les propriétés physico-chimiques du gamète mâle.

Il est possible que Joyet-Lavergne ait observé (1) un des caractères fondamentaux des sexes mâle et femelle et les « lois de la sexualisation cytoplasmique », formulées par lui et exprimant que les cellules polarisées dans le sens femelle sont plus réductrices et plus riches en graisses que les cellules polarisées dans le sens mâle, peuvent retenir l'attention. Mais est-il indiqué d'aller plus loin dans la voie des affirmations ? Correns, dans l'ouvrage fondamental, résumé d'une incomparable expérience, que l'on a signalé plus haut, émet l'opinion que les caractères physico-chimiques relevés par Joyet-Lavergne et par d'autres biologistes sont des caractères sexuels secondaires résultant du cours spécial imprimé au métabolisme par l'activité de certains chromosomes. Joyet-Lavergne affirme l'inverse et soutient que les caractères physico-chimiques sont primitifs, les caractères chromosomiques, d'ailleurs indéniables, d'ordre secondaire. Il paraît difficile, en l'état actuel des connaissances, de donner la préférence à cette seconde interprétation.

1. Ces observations ont, cependant, été l'objet (1931) d'une critique importante. P. Rey a repris les travaux de Joyet-Lavergne sur les Grégarines, en recourant aux méthodes quantitatives qui permettent d'atteindre à la précision physico-chimique indispensable pour l'évaluation du rH^2 (détermination préalable du pH cellulaire des Grégarines et micro-injection de colorants de la série de Clark dissous dans une solution tampon de ce même pH). Dans ces conditions, il a mesuré, en présence d'air, le rH^2 physiologique, puis, à l'abri de l'oxygène, le rH^2 limite des deux individus qui s'accouplent. Ces valeurs sont toujours identiques pour les deux sexes et comprises respectivement entre 21 et 22 et entre 3 et 6 pour les deux déterminations indiquées. Rey observe bien des différences de coloration ; mais il met en doute l'interprétation que leur a donné Joyet-Lavergne. Cet auteur en rencontre également dans des mesures faites, en présence d'air, avec des colorants aussi différents que le rouge neutre et le bleu de méthylène, par exemple. Une variation de coloration due à une différence de rH^2 indiquerait que, dans un cas comme dans l'autre, on serait proche du virage du colorant, c'est-à-dire que le rH^2 serait voisin de 3 dans un cas, de 14 dans l'autre. Les variations de coloration étudiées ne sauraient donc être corrélatives d'une différence de rH^2 et relèvent d'une autre cause.

CHAPITRE XV

LES ASPECTS CYTOLOGIQUES DES PHÉNOMÈNES D'HERÉDITÉ ET DE VARIATION

Les phénomènes d'hérédité sont liés à l'existence de la sexualité, c'est-à-dire de la fusion des protoplastes de deux gamètes ; ces protoplastes comportent chacun les éléments figurés qui constituent essentiellement toute cellule : un noyau, un cytoplasma, un chondriome, des vacuoles et, parfois, d'autres inclusions encore, telles que des gouttelettes de graisse ; dans l'œuf, puis dans le nouvel individu qui en dérive, ces constituants morphologiques sont donc directement hérités des parents ; il était légitime de rechercher si les caractères morphologiques, physiologiques, biochimiques, également hérités de ses parents par le nouvel individu, ne seraient pas liés à la présence de ces éléments figurés ou, au moins, de certains d'entre eux.

C'est pour le noyau que la notion d'un tel lien s'est imposée le plus tôt, et avec une force particulière, à l'esprit des cytologistes. Dès 1866, Ernest Haeckel émit l'hypothèse que le noyau est le principal organe de l'hérédité ; or, pendant les vingt années qui suivirent, les découvertes cytologiques furent bien propres à étayer une semblable hypothèse. C'est pendant cette période, en effet, que fut mis en évidence le comportement si frappant du noyau dans les processus de la fécondation ; une circonstance accusait grandement ce caractère essentiel de la caryogamie et incitait à la considérer comme beaucoup plus significative que le mélange des cytoplasmas : dans l'hérédité, les parts du père et de la mère sont égales ; or, le gamète mâle, beaucoup plus petit que le gamète femelle, est réduit, chez tous les êtres supérieurs, à un noyau. Enfin, la découverte de la caryocinèse, avec répartition de toute la chromatine sous forme d'un nombre fixe de chromosomes qui subissent chacun un clivage longitudinal les divisant en moitiés rigoureusement semblables, impressionna vivement les biologistes. La surprenante précision de ces mécanismes acheva de les convaincre d'attribuer au noyau et, plus spécialement, aux chromosomes, dont le nombre est si régulièrement doublé à la fécondation et réduit de moitié après la méiose, une toute spéciale importance. Les grands cytologistes, auteurs de ces découvertes : O. et R. Hertwig, Strasburger, van Beneden, furent unanimes à soutenir que le noyau est le support matériel de

l'hérédité ; cette affirmation donnait, pour la première fois, une base concrète à des théories, auparavant imaginées, d'après lesquelles une partie privilégiée du protoplasma (« idioplasma » de NAEGELI, « plasmas ancestraux » de WEISMANN, etc...) jouerait, dans les phénomènes de la vie, un rôle spécialement actif et, transmise par des mécanismes précis, d'un individu à ses descendants, représenterait la partie vraiment spécifique et héréditaire de l'organisme vivant. Tout cet ensemble de théories, appuyées sur d'impressionnantes et incontestables observations, d'ailleurs rectifiées et précisées par elles, connut très rapidement le plus grand succès, un succès qui, depuis lors, dans de nombreux milieux biologiques, ne s'est guère démenti.

Si la plupart des biologistes considéraient, et même considèrent encore, le noyau comme étant, d'une manière exclusive, le support matériel de l'hérédité, certains d'entre eux ont défendu un point de vue différent et envisagé, avant tout, d'autres constituants morphologiques de la cellule : c'est ainsi que MEVES s'est efforcé, par toute son œuvre, de fonder une théorie « chondriosomienne » de l'hérédité (« die Chondriosomentheorie der Vererbung »), suivant laquelle les chondriosomes seraient les porteurs exclusifs des caractères héréditaires.

D'autres savants, Jacques LOEB, par exemple, se fondant sur certains résultats acquis dans le domaine de l'Embryologie causale, admettaient que noyau et cytoplasma ont tous deux un rôle, mais un rôle différent, dans l'hérédité : les caractères morphologiques les plus généraux, ceux qui distinguent le genre et, dans certains cas, l'espèce, sont transmis, avec l'abondant cytoplasma du gamète femelle, de la mère à ses descendants : les nombreux caractères plus spéciaux qui permettent de reconnaître les races et les individus sont, au contraire, transmis par le noyau. Le rôle des chromosomes, hérités à la fois du père et de la mère, serait donc ainsi d'affiner, par la réalisation d'une multitude de détails, l'ébauche brute héritée de la mère en même temps que le cytoplasma de la cellule femelle.

Mais ces théories, et spécialement celle tendant à considérer le noyau comme étant le support matériel de l'hérédité, ont été, surtout de la part de savants français, l'objet des plus vives critiques, basées sur des arguments cytologiques (HENNEGUY, REGAUD, CHAMPY) ou génétiques (RABAUD) ; l'idée a été soutenue par RABAUD qu'il était impossible d'attribuer à tel ou tel constituant figuré du protoplasma un rôle exclusif ou particulier dans l'ensemble des phénomènes d'hérédité : le protoplasma est un tout indissociable ; ce sont, d'une part, les réactions mutuelles des deux complexes physico-chimiques que représentent les gamètes s'unissant, d'autre part les interactions entre le milieu et le complexe physico-chimique nouveau constitué par l'œuf, que traduisent les modalités diverses de l'hérédité.

Les théories qui attribuent à tel ou tel constituant du protoplasma un rôle trop exclusif dans la transmission des caractéres héréditaires sont sans doute inacceptables. L'hérédité, c'est-à-dire le fait qu'un individu hérite

de ses parents, et d'autres ancêtres de la lignée à laquelle il appartient, l'ensemble des caractères morphologiques, biochimiques et physiologiques qui le distinguent, doit être une manifestation de l'activité de l'ensemble du protoplasma : « l'Hérédité », a écrit GUYENOT, « n'est ni un phénomène nucléaire, ni un phénomène cytoplasmique ; elle reste, dans son ensemble, un phénomène cellulaire » (1924, p. 289). Mais ce « phénomène cellulaire » est évidemment d'une extrême complexité et, à la lumière des recherches d'Embryologie causale ou de Cytologie appliquée à la Génétique (1), il devient chaque jour plus probable que certains de ces caractères au moins sont plus spécialement transmis par le noyau, certains autres par d'autres constituants du protoplasma. Sans vouloir, en aucune manière, esquisser une théorie de l'hérédité — travail qui dépasserait, de beaucoup, le cadre de ce livre — on ne fera, dans les pages suivantes, que relater les faits les mieux établis indiquant l'existence de rapports entre certains phénomènes d'hérédité, d'une part, et des constituants protoplasmiques, soit surtout des chromosomes, soit des chondriosomes, d'autre part.

L'hérédité exprime une continuité, le fait que les caractères des individus sont prolongés par certains, au moins, de leurs descendants. La *variation* exprime, au contraire, une discontinuité, le fait que certains individus offrent des caractères nouveaux, que l'on aurait en vain recherchés chez leurs ascendants. Or, des travaux récents ont montré, entre quelques phénomènes de variation et des modifications chromosomiques, toutes autres conditions paraissant rester les mêmes,des coïncidences remarquables et qu'il faut relater ; il semble que ces faits soient de même ordre que ceux desquels on a déduit l'existence de rapports entre les chromosomes et certaines manifestations de l'hérédité, car des unes et des autres tend à se dégager la notion d'un rôle morphogène de ces éléments nucléaires. Si ces faits peuvent avoir, quant à la connaissance des fonctions du noyau, une portée générale, ils n'en ont évidemment qu'une très restreinte du point de vue des phénomènes de variation eux-mêmes : ces phénomènes sont peut-être plus divers et plus complexes encore que ceux d'hérédité, et il est à peine besoin de souligner qu'il serait absurde de prétendre les expliquer tous par une théorie cytologique quelconque.

Ainsi conçu, ce Chapitre comprendra les divisions suivantes : on montrera d'abord l'influence qu'exerce sur la morphogenèse un accroissement accidentel du nombre des chromosomes ; puis on étudiera les phénomènes de l'hérédité mendélienne ; ensuite, on envisagera les processus spéciaux de l'hérédité chez les Oenothères, après quoi l'on exposera quelques-uns des faits les mieux établis au sujet du comportement des chromosomes chez les hybrides interspécifiques et leurs descendants ; on résumera enfin, ce que l'on sait de positif concernant le rôle tenu par le cytoplasma

1. La Génétique est la science qui a pour objet l'étude de l'ensemble des caractères morphologiques, biochimiques et physiologiques d'un individu, par comparaison avec l'ensemble des caractères de même ordre présentés par ses parents et par ses descendants, plus généralement par les individus de toute la lignée à laquelle il appartient.

et ses constituants et, en manière de conclusion, on discutera la valeur et, autant que possible, on dégagera la signification des nombreux faits ainsi relatés (1).

LES ACCROISSEMENTS ACCIDENTELS DU NOMBRE DES CHROMOSOMES ET LEURS CONSÉQUENCES

Lorsque l'on observe ou cultive un grand nombre d'individus de certaines plantes, en étudiant très minutieusement leurs caractères morphologiques, à toutes les générations successives, on saisit parfois l'apparition de formes anormales, même lorsque, par une autofécondation exclusive, toute possibilité d'hybridation est rigoureusement interdite. Ces individus d'aspect nouveau diffèrent du type par un plus ou moins grand nombre de caractères : on les appelle des *mutants*. Or, l'étude cytologique a montré que, dans de nombreux cas, la plante nouvellement apparue n'est pas distincte du type, seulement par ses caractères morphologiques, mais encore par le nombre des chromosomes qu'elle possède ; aussi les mutants répondant à cette définition ont ils parfois reçu le nom de *mutants chromosomiques*.

On distinguera deux grandes catégories de mutants chromosomiques : les *mutants polyploïdes et les mutants polysomiques*.

LES MUTANTS POLYPLOÏDES

Les mutants polyploïdes sont caractérisés par la présence, dans leur sporophyte, d'un nombre chromosomique *trois fois* ou *quatre fois supérieur* au nombre haploïde spécifique du type primitif ; si l'on représente ce nombre haploïde spécifique par n, on qualifiera de *triploïdes* les mutants contenant $3\,n$ chromosomes et de *tétraploïdes* ceux possédant $4\,n$ chromosomes dans leur sporophyte. Quelle est l'origine des mutants polyploïdes ? Quels sont les caractères généraux de ces mutants ? Telles seront les deux questions successivement envisagées dans ce paragraphe.

1. Il n'y a pas lieu d'envisager ici les diminutions accidentelles du nombre des chromosomes ; la seule diminution de ce nombre qui soit possible, c'est-à-dire compatible avec l'existence, et qui intéresse tout l'individu, en d'autres termes soit d'origine germinale, est la diminution de moitié, caractéristique des quelques sporophytes haploïdes précédemment étudiés (cf. p. 246 et p. 871) ; on sait, en effet, que les tétraspores contenant un nombre chromosomique inférieur à n ne sont pas viables; on ne connaît donc pas de sporophytes présentant, dans toutes leurs parties, un nombre de chromosomes intermédiaire entre $2n$ et n. Mais il arrive qu'un chromosome puisse être éliminé accidentellement *au cours d'une cinèse somatique du sporophyte* ; les cellules à $2n$-1 chromosomes formées ensuite sont parfois assez nombreuses pour constituer, dans le corps de l'individu, des plages présentant des caractères anormaux. Des faits de cet ordre n'ont encore été signalés que chez la Drosophile et, peut-être chez le Maïs (Emerson, 1917) ; ils paraissent donc être exceptionnels et sont, de plus, très mal connus ; on ne s'y arrêtera pas ici.

Origine des mutants polyploïdes.

L'origine des mutants polyploïdes est encore mal connue.

Il est certain, toutefois, que, dans un grand nombre de cas, *une anomalie mitotique* est la cause immédiate de l'apparition de ces mutants, anomalie qui doit consister dans l'avortement d'une caryocinèse après la métaphase, mais avant tout commencement de constitution de noyaux-fils.

Ainsi, il est vraisemblable que des mutants tétraploïdes naissent par suite de l'*interruption de la première mitose de l'œuf fécondé* : les $2n$ chromosomes ont été clivés et leurs moitiés sont séparées ; si le processus caryocinétique s'arrête alors, les $4n$ chromosomes fils, au lieu d'être répartis dans deux noyaux, seront enveloppés dans une commune membrane.

On peut concevoir que la même anomalie se produise au moment de la mitose hétérotypique ; mais ce sont alors les partenaires des gemini qui, au lieu d'être dissociés, se trouvent réunis dans un seul noyau ; cette anomalie est assez fréquente lors de la méiose des hybrides, ainsi qu'on l'indiquera plus loin (cf. p. 957), et, dans les mêmes objets, on observe encore d'autres déviations des processus réguliers (confluence des deux fuseaux de la mitose homéotypique ou de deux des quatre noyaux de la tétrade, etc... ; (cf. p. 954), toutes déviations dont il faut bien admettre la réalité, dans certaines conditions, chez des plantes normalement équilibrées. Ces diverses anomalies de la méiose sont, en effet, les seules causes possibles de la formation, effectivement constatée par de nombreux cytologistes ou généticiens, de gamétophytes, donc de gamètes, à $2n$ chromosomes ; de la fusion de deux gamètes ainsi constitués résultera un œuf tétraploïde et, de la fusion de l'un de ces gamètes diploïdes avec un gamète haploïde normal, un œuf triploïde.

Mais les anomalies mitotiques elles-mêmes doivent avoir des causes bien déterminées. La seule que l'on connaisse actuellement d'une manière certaine est *le froid*. On sait que le froid est un agent expérimental susceptible de suspendre le cours d'une mitose (cf. p. 245) ; or, il semble, que dans de nombreux cas, son action soit responsable de l'apparition de gamètes, de graines ou de bourgeons polyploïdes. Sakamura rapporte que, après une brusque chute de neige ayant entraîné un abaissement rapide de la température, des Fèves encore fleuries ont produit des grains de pollen irréguliers contenant des nombres chromosomiques supérieurs ou inférieurs à la normale. Belling a également observé la formation de grains de pollen polyploïdes, par suite de l'avortement de mitoses hétérotypiques, chez des *Stizolobium* (Légumineuses Phaséolées tropicales) ayant été exposés au froid ; puis il a réussi à obtenir expérimentalement les mêmes anomalies chez des *Uvularia* en soumettant ces plantes à de basses températures pendant la nuit. Rybin a vu des *Nicotiana tabacum* produire, après avoir été refroidis, des gamètes diploïdes. Enfin, Belling et Blakeslee, en exposant au froid des plants normaux de *Datura*, ont provoqué le développement de rameaux tétraploïdes.

Il est possible que des phénomènes de *dispermie* (fécondation d'un œuf par deux spermatozoïdes à la fois) soient, au moins exceptionnellement, l'origine d'œufs, puis d'individus triploïdes : Němec et Ishikawa ont observé de ces triples fusions dans des oosphères, le premier chez *Gagea lutea*, le second chez *Oenothera*.

Enfin, on a obtenu des formes tétraploïdes au moyen de *traumatismes* convenablement appliqués. El. et Em. Marchal traumatisent le sporogone, donc le sporophyte, de diverses Mousses (*Barbula muralis*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum capillare*, *Mnium hornum*) et réussissent ainsi à faire produire directement, par des cellules de la base de la capsule, un protonema renfermant, contrairement à la règle, des noyaux à $2n$ chromosomes ; ces protonemas diploïdes sont viables ; ils bourgeonnent des plantes feuillées sexuées ; dans les formes monoeciques, la fécondation a lieu et, de l'œuf, se développe un sporogone à $4n$ chomosomes ; les divisions réductrices s'y déroulent avec des caractères absolument normaux et produisent des spores diploïdes ; et ainsi de suite : une race tétraploïde est créée.

Winkler s'adresse à la Morelle noire et à la Tomate ; il coupe transversalement la tige de l'une de ces espèces et greffe, sur la section, un rameau de l'autre ; quand la greffe a « pris », Winkler sectionne le complexe au niveau de la soudure et enlève tous les bourgeons latéraux ; sur la surface abrasée apparaissent des rameaux adventifs ; les uns sont de Tomate, les autres de Morelle ; d'autres sont des *chimères périclines*, c'est-à-dire ont une constitution double : la partie centrale de l'organe provient de l'un des parents et la partie périphérique (écorce) de l'autre parent. Or, en étudiant les caractères cytologiques de ces chimères, Winkler reconnut l'existence, parmi elles, de formes tétraploïdes ; ainsi, certains exemplaires d'une chimère dénommée *Solanum Koelreuterianum*, constituée de Tomate enveloppée de Morelle noire, présentaient, dans la région centrale, des noyaux à 48 chromosomes, soit deux fois le nombre diploïde de la Tomate ; enfin, Winkler parvint, au moyen d'un nouveau sectionnement transversal de cette chimère, à obtenir la forme tétraploïde à l'état pur ; puis une forme tétraploïde de la Morelle fut créée et isolée de la même manière. Quelle est la cause immédiate de ce processus ? Winkler pense que des fusions nucléaires se produisent dans les cellules situées au niveau des surfaces traumatisées : les pressions légères auxquelles sont soumis les tissus lors de la mise en place du greffon suffisent, en effet, à rompre les fines membranes séparant les cellules embryonnaires cambiales et à permettre ainsi des mélanges protoplasmiques.

Caractères des mutants polyploïdes.

Il faut envisager successivement les mutants triploïdes et les mutants tétraploïdes.

Mutants triploïdes.

Les mutants triploïdes vrais, *sensu stricto*, les seuls que l'on étudiera ici (1), sont surtout connus grâce aux travaux de J. Belling. Ce savant a obtenu des formes triploïdes de *Datura Stramonium* en fécondant des individus normaux par du pollen diploïde ; ces mutants triploïdes sont assez peu différents, morphologiquement, des individus diploïdes normaux ; les dimensions des tiges, des fleurs et des feuilles sont légèrement plus grandes chez les triploïdes dont les capsules sont, par contre, plus petites (fig. 416,*3*) ; mais cette dernière particularité doit sans doute être attribuée à ce fait que les fruits des triploïdes sont presques vides, un très petit nombre de graines seulement arrivant à maturité. D'ailleurs, l'intérêt principal des mutants triploïdes de *Datura* réside dans les caractères anormaux que présente chez eux la méiose.

D. Stramonium possède 24 chromosomes (nombre diploïde) de dimensions inégales : deux sont *très longs* (L) ; huit sont *longs* (*l*) ; six sont *moyennement longs* (M) ; quatre sont *moyennement petits* (*m*) ; deux sont *petits* (S) ; deux, enfin, sont *très petits* (*s*). Dans les individus diploïdes, les chromosomes de chaque catégorie sont disposés par paires lors de la diacinèse : on peut compter une paire de chromosomes très longs, quatre paires de chromosomes longs, trois de chromosomes moyennement longs, etc... agencement qu'exprime la formule $L_2 + 4\,l_2 + 3\,M_2 + 2\,m_2 + S_2 + s_2$. A l'anaphase, tous ces gemini sont régulièrement dissociés.

Les mutants triploïdes de *Datura* possèdent 36 chromosomes (12 + 12 + 12) et l'on pouvait s'attendre à constater dans les noyaux de leurs cellules-mères de tétraspores, au moment de la diacinèse, 18 gemini ; or, il en est tout autrement : les 36 chromosomes se disposent, à la fin de la prophase hétérotypique, *en douze groupes de trois chromosomes* ; on peut compter un groupe de trois chromosomes très longs, quatre groupes de trois chromosomes longs, trois groupes de trois chromosomes moyennement longs, etc..., suivant la formule $L_3 + 4\,l_3 + 3\,M_3 + 2\,m_3 + S_3 + s_3$; les *Datura* triploïdes ne forment donc pas de bivalents à la diacinèse, mais des *trivalents*. Les caractères de ces trivalents ont été étudiés avec soin par Belling ; la figure 415 montre très clairement les diverses manières dont peuvent être associés les chromosomes dans chaque groupe de trois, ou *trisome*.

Ces groupes se disposent à l'équateur du fuseau, puis sont dissociés de la manière suivante : dans chaque trivalent, un chromosome va vers un pôle et un autre vers le pôle opposé ; le troisième se dirige, au hasard, vers l'un ou l'autre pôle. Chaque pôle reçoit ainsi un nombre très variable de chromosomes : l'un en recevra, par exemple, 17 et l'autre 19, ou 16 et l'autre

1. On envisagera plus loin des formes triploïdes provenant d'hybridations interspécifiques ; ces *hybrides* triploïdes *(allotriploïdes)*, nés d'un œuf formé par la fusion de *protoplasmas différents*, ne doivent pas, en principe, être confondus avec les *mutants* triploïdes, issus d'un œuf constitué par un protoplasma spécifique pur de tout mélange (*autotriploïdes*).

20, ou 14 et l'autre 22, etc... ; il peut arriver aussi que les chromosomes se séparent en deux groupes égaux, 18 montant vers chaque pôle, ou que les 12 chromosomes sans partenaires se rendent tous au même pôle, auquel seront ainsi réunis 24 chromosomes, tandis que l'autre n'en recevra que 12.

La division homéotypique est normale ; elle assure le maintien de ces nombres divers, et des tétraspores très différentes, quant à leur teneur en chromatine, sont ainsi formées ; beaucoup de celles-ci sont stériles (34,1 % de grains de pollen stériles chez *Datura*) ; les autres sont fertiles et les gamètes qui en dérivent seront l'origine de combinaisons variées : on peut prévoir, *en théorie*, que deux gamètes à n chromosomes formeront un œuf diploïde ; un gamète à n et un gamète à $2n$ produiront un œuf triploïde ; deux gamètes à $2n$ donneront naissance à une combinaison tétraploïde; enfin,des gamètes possédant d'autres nombres conduiront éventuellement à la genèse de combinaisons toutes différentes. Or, il en est bien

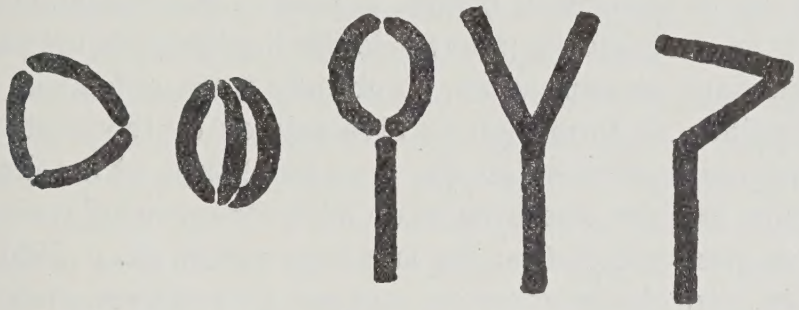


FIG. 415. — Schéma indiquant les divers modes possibles d'association des chromosomes par groupes de trois (trisomes), lors de la diacinèse, chez un mutant triploïde de *Datura Stramonium* (d'après BELLING et BLAKESLEE, 1923).

ainsi, *en fait*, car la descendance des individus triploïdes se révèle extrêmement variée : elle comprend des plantes diploïdes entièrement normales, des triploïdes identiques aux parents, des tétraploïdes, enfin d'autres mutants présentant des caractères morphologiques et des nombres chromosomiques variés : les mutants polysomiques, qui seront étudiés plus loin.

Les mutants triploïdes de *Datura Stramonium* sont les mieux connus : mais ils ne sont pas exceptionnels et d'autres ont été décrits qui paraissent présenter essentiellement les mêmes caractères. Telle est, par exemple, la variété triploïde de *Canna*, dite « Gladiator », étudiée cytologiquement par BELLING et chez laquelle ce savant a découvert, pour la première fois, la disposition des chromosomes en trivalents (ici, neuf groupes de trois chromosomes) à la diacinèse. BELLING a encore observé des triploïdes comparables chez *Hyacinthus* et *Hemerocallis* ; des auteurs de l'école japonaise (OKABE, ONO, KAZAO, NAGAO, NISHIYAMA) en ont signalé chez *Prunus*, *Primula*, *Lycoris*, *Iris*, *Narcissus*, malheureusement sans apporter à leurs recherches, semble-t-il, tout le soin désirable (1).

1. On n'envisagera pas ici les mutants triploïdes d'*Oenothera Lamarckiana* ; ces mutants à 21 chromosomes, découverts par Miss LUTZ et par STOMPS (1909), sont connus sous le nom d'*Oe. semi-gigas* et n'ont encore été qu'insuffisamment étudiés ;

L'intérêt des mutants triploïdes est considérable et paraît, jusqu'à présent, consister en deux ordres de faits, nettement mis en évidence dans la description précédente.

Ce sont, d'une part, les faits relatifs à l'agencement des chromosomes en trivalents ou trisomes; cet agencement particulier fait ressortir avec une grande force la notion, déjà mise en évidence par l'étude de la prophase hétérotypique des individus diploïdes normaux (cf. p. 796), d'*affinités* spéciales entre chromosomes appartenant à des groupements haploïdes de même espèce; un stock haploïde est, comme l'indiquent, d'ailleurs, les résultats de l'étude des phénomènes d'alternance des générations (cf. p. 858), une *unité*, constituée par un ensemble harmonieux d'éléments distincts, parfois morphologiquement et, sans doute, toujours chimiquement ; à cette unité, on donne souvent le nom de *génome* (1) ; entre les chromosomes d'un même groupe haploïde, en d'autres termes d'un même génome, on ne constate, en effet, jamais d'attirance : l'étude des mutants parthénogénétiques haploïdes qui, en aucun cas, ne forment de gemini, le prouve; mais, quand deux stocks (état diploïde) ou trois stocks (état triploïde) haploïdes de même espèce se trouvent réunis dans un seul noyau, on observe invariablement, à la prophase hétérotypique, la formation de bivalents ou de trivalents. De plus, l'étude de mutants triploïdes, tels que ceux de *Datura*, où les chromosomes sont de longueurs inégales, confirme jusqu'à l'évidence ce qu'avait déjà montré l'étude des plantes diploïdes de la même espèce (cf. p. 795) : à savoir que les affinités entre chromosomes ne sont pas quelconques, mais s'exercent exclusivement entre chromosomes de même type, c'est-à-dire *homologues*.

D'autre part, les faits concernant la descendance des mutants triploïdes paraissent présenter un grand intérêt : la coïncidence entre les prévisions théoriques, basées sur les possibilités de réalisation de telle ou telle combinaison chromosomique, et la composition effective de la première génération, est, en effet, extrêmement remarquable ; tout se passe comme si les divers types morphologiques ou *phénotypes* des individus formant cette première génération, étaient liés à certains groupements chromosomiques, à certains *génotypes* (le génotype est une combinaison déterminée de gènes, en d'autres termes de caractères pouvant être développés par l'activité supposée de chromosomes ou de parties de chromosomes), pour user d'un terme très couramment employé aujourd'hui ; la synthèse d'individus diploïdes normaux par la réunion fortuite de deux gamètes haploïdes est particulièrement suggestive à ce point de vue. Ces faits sont les prototypes de la plupart

les recherches, déjà anciennes, de Geerts (1911) sur les caractères de la méiose chez ces formes triploïdes devraient, notamment, être reprises. En outre, et surtout, il est extrêmement vraisemblable qu'il ne s'agit pas ici de mutants triploïdes vrais, car la nature hybride d'*Oe. Lamarckiana* ne peut plus être mise en doute.

1. On peut alors, avec Bleier (1931) appeler *paragénoplastine* la matière non chromophile du noyau, et qui n'intervient pas dans la constitution des chromosomes ; ces termes sont commodes, mais critiquables en ce qu'ils risquent d'impliquer l'adhésion à une théorie non démontrée : génome signifie, en effet, « ensemble des gènes d'un stock haploïde », chaque gène étant supposé correspondre à un chromosome ou à une partie de chromosome, susceptible d'assurer le développement d'un caractère morphologique, physiologique, biochimique, propre à l'espèce considérée. On discutera la valeur de cette théorie à la fin de ce chapitre.

de ceux qui seront décrits dans ce chapitre : à chaque instant, en effet, on y rencontrera l'indication de *coïncidences* de même ordre entre un agencement chromosomique et un type morphologique déterminés.

Mutants tétraploïdes

Le premier mutant tétraploïde (1) connu, chez les Végétaux, est *Oenothera gigas*, plante apparue, en 1886, dans un peuplement d'*Oe. Lamarckiana* où Hugo de Vries la découvrit (2) ; il s'agit ici, comme son nom l'indique, d'une forme d'*Oe. Lamarckiana* présentant, dans toutes les parties de son appareil végétatif, un gigantisme très marqué ; les grains de pollen, eux-mêmes, possèdent, chez ce mutant, quatre, cinq, six lobes, ou plus, tandis que ceux d'*Oe. Lamarckiana* sont régulièrement trilobés. Ce gigantisme d'*Oe. gigas* a été analysé par Gates (1909) au moyen de mesures comparatives des dimensions cellulaires dans le mutant et dans l'espèce originelle : le résultat fut que les cellules d'*Oe. gigas* sont plus grosses, mais *dans des proportions très variables*, que celles d'*Oe. Lamarckiana* ; le volume des cellules de l'épiderme de l'anthère est, par exemple, dans le rapport 4 : 1, celui des cellules-mères du pollen dans le rapport 1,5 : 1 et celui des cellules du stigmate dans le rapport 3 : 1. Or, dès 1907, Miss A. M. Lutz avait reconnu qu'*Oe. Lamarckiana* possède 14 chromosomes, tandis qu'*Oe. gigas* en présente 28 (cf. aussi Miss Lutz, 1908), conclusion vérifiée et confirmée par Gates en 1909.

On ignore l'origine de ce mutant tétraploïde ; Gates le considérait (1909) comme issu d'un œuf normalement fécondé dans lequel la première mitose aurait avorté après le clivage des chromosomes ; Stomps, au contraire, admet qu'il résulte de l'union de deux gamètes diploïdes. Quoi qu'il en soit, et quelle que puisse être la nature hybride de l'Oenothère de Lamarck (cf. p. 930), l'Oenothère géante est bien un autotétraploïde puisque, d'après tous les savants qui l'ont étudiée, elle ne contient, par rapport à l'espèce originelle, aucun élément nouveau.

D'autres espèces d'Oenothères ont également donné naissance à des mutants tétraploïdes. Telle est, par exemple, *Oenothera stenomeres* dont le mutant *gigas*, étudié par Tupper et Bartlett (1916), offre les caractères histologiques suivants : son bois est nettement différent de celui de l'espèce originelle ; de hauts rayons médullaires existant dans celle-ci ont disparu, et les vaisseaux, considérés individuellement, se distinguent, d'une manière très nette, de ceux du type normal : ils sont de 50 % plus longs et de 59 % plus larges, donc quatre fois plus volumineux que ceux de l'espèce originelle, et les trachéides sont de 50 % plus longs et plus larges, soit trois fois plus volumineux.

1. On fera ici la même remarque que pour les mutants triploïdes : il faut distinguer des *allotétraploïdes*, nés de la fusion de protoplasmas différents, les *autotétraploïdes*, constitués par un protoplasma spécifique pur, ou nés de la fusion de protoplasmas identiques ; on n'envisagera ici que les autotétraploïdes.

2. Ce peuplement, situé à Hilversum, près d'Amsterdam, est célèbre par toutes les nouveautés que de Vries y observa entre 1886 et 1890.

Les races tétraploïdes de Mousses, créées par El. et Em. Marchal (cf. p. 895) diffèrent de la race primitive, non seulement par le nombre double de chromosomes, mais encore par quelques caractères morphologiques : taille différente, plus forte, spécialement au niveau des organes sexuels, dont les cellules sont environ deux fois plus grandes ; chez *Phascum cuspidatum*, les caractères spécifiques sont encore plus profondément modifiés par le doublement des chromosomes, de sorte que les individus tétraploïdes apparaissent comme des formes véritablement nouvelles. Les travaux, plus récents, de Schweizer sur *Splachnum sphericum*, ont conduit à des résultats analogues : le gamétophyte diploïde, obtenu à partir de fragments de sporogone immature, est, dans ses diverses parties, géant par rapport aux gamétophytes haploïdes normaux: ses cellules sont, en effet, plus volumineuses, de même que ses chloroplastes et, ce qui était plus prévisible, ses noyaux.

Les formes tétraploïdes de Tomate et de Morelle, obtenues, au moyen des artifices décrits plus haut, par Winkler et appelés par lui *Solanum lycopersicum gigas* et *S. nigrum gigas*, sont remarquables par leur appareil végétatif plus ou moins géant, formé de cellules plus grosses, contenant des chloroplastes et des leucoplastes plus volumineux que dans les formes normales ; les grains de pollen possèdent quatre pores germinatifs au lieu de trois.

Enfin, un dernier exemple de mutants tétraploïdes sera le *Datura Stramonium* à 48 chromosomes (on sait que, chez *D. Stramonium*, $n = 12$), étudié par Blakeslee, Belling et Farnham (1923). Cette forme présente également un gigantisme marqué (fig. 413), mais est surtout intéressante parce que les processus de la méiose y sont connus grâce aux recherches de Belling et Blakeslee (1924). Or, ces auteurs ont montré que, vers la fin de la prophase hétérotypique, les 48 chromosomes se répartissent en douze groupes de quatre chromosomes, en douze *tétravalents* ; la fig. 414 montre nettement quelles sont les dispositions possibles des quatre chromosomes homologues dans ces tétravalents qui ne tardent pas à s'insérer à l'équateur du fuseau ; chacun d'entre eux est dissocié en deux bivalents et 24 chromosomes montent ainsi, régulièrement, vers les pôles opposés. Ainsi se forment des tétraspores, donc des gamétophytes, puis des gamètes, diploïdes, générateurs de nouveaux individus diploïdes. Des irrégularités dans la ségrégation des chromosomes, irrégularités conduisant à la formation de tétraspores à nombre chromosomique aberrant, ont été, cependant, parfois constatées ; mais elles sont toujours relativement rares. Aussi les *D. Stramonium* tétraploïdes sont-ils, en règle générale, parfaitement fertiles et stables ; l'Oenothère de Lamarck, les variétés tétraploïdes des Mousses ou des *Solanum* sont également, dans une large mesure, fertiles et stables. Fécondité et stabilité sont des caractères fondamentaux des tétraploïdes vrais.

L'intérêt des mutants autotétraploïdes n'est pas moindre que celui des mutants autotriploïdes ; il réside dans deux ordres de faits, tous deux relatifs au rôle fonctionnel du noyau : les rapports entre l'autotrétaploïdie

et le gigantisme, d'une part ; les rapports entre l'autotétraploïdie, les phénomènes de disjonction chromosomique et la stabilité de la race, d'autre part.

Les rapports entre l'autotétraploïdie et le gigantisme sont évidents :

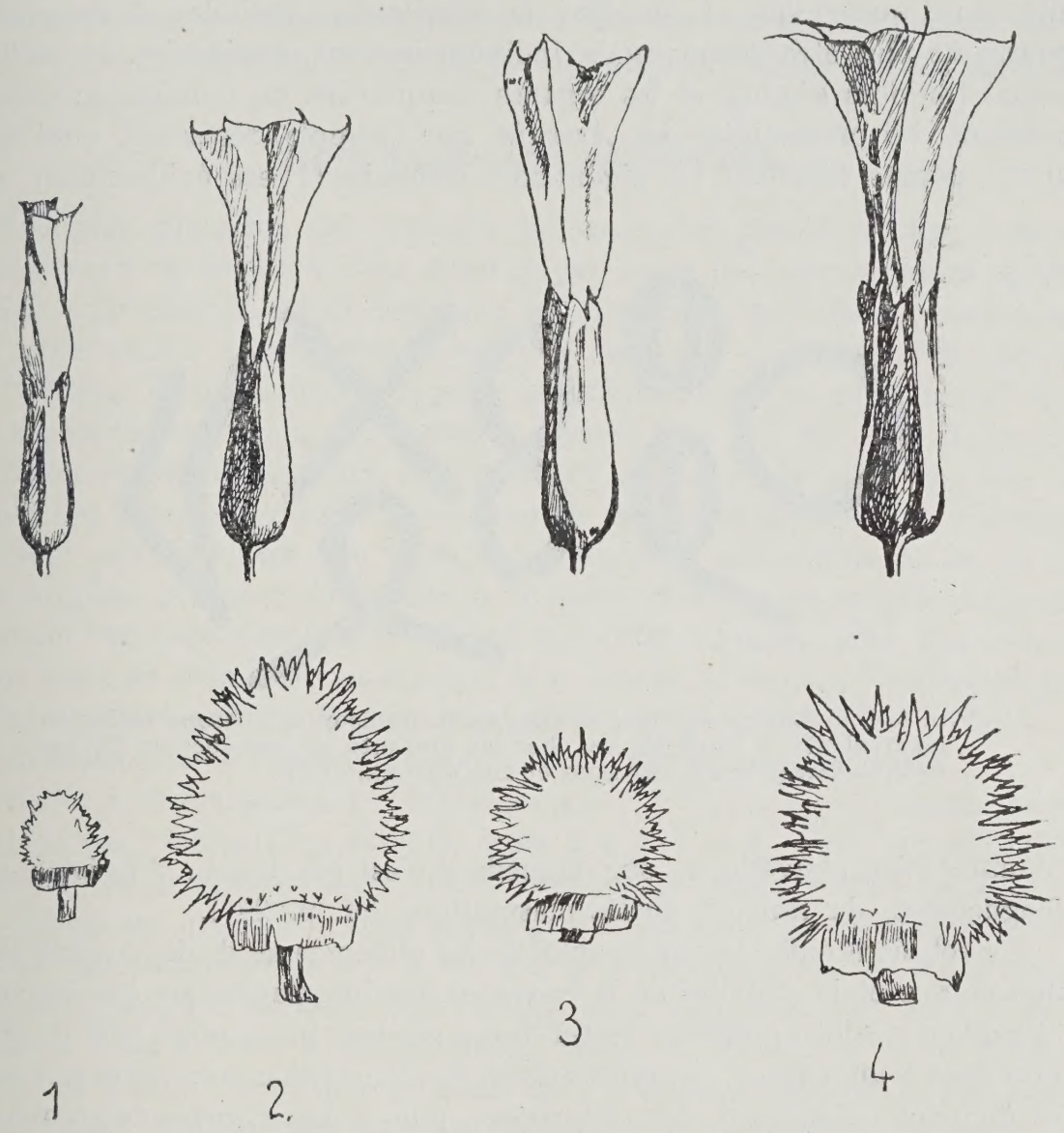


Fig. 413. — Fleurs et capsules de *Datura Stramonium*. — 1. Chez un mutant haploïde. — 2. Chez un individu diploïde normal. — 3. Chez un mutant triploïde. — 4. Chez un mutant tétraploïde. — Remarquer que la dimension des fleurs croît régulièrement de 1 à 4 ; il n'en est pas de même pour la dimension des capsules : la capsule des individus triploïdes est plus petite, en raison, sans doute, de la stérilité partielle de ces plantes, que la capsule des individus diploïdes normaux (d'après Blakeslee et Belling, 1924).

d'une manière très générale, les mutants tétraploïdes *vrais* sont géants à quelque degré. Les exemples cités plus haut démontrent l'existence de cette relation chez les Végétaux ; toute une série d'autres faits la démontrent également chez les Animaux : d'abord les observations classiques de Boveri (1905) sur les larves tétraploïdes de *Parechinus*, larves dont les cellules sont environ quatre fois plus volumineuses que celles des larves diploïdes normales ; les travaux d'Artom (1926, 1928) sur les *Artemia salina* tétra-

ploïdes, de SEILER (1925) sur les Papillons du genre *Solenobia*, révèlent la même remarquable proportionnalité dans l'accroissement du volume cellulaire et le doublement des chromosomes. Il importe, en effet, de bien spécifier que le gigantisme des autotétraploïdes est, avant tout, d'ordre cellulaire ; si le développement de l'organisme tétraploïde est entravé par une cause quelconque, le nombre de cellules sera moindre et l'ensemble pourra ne plus être géant ; mais, individuellement considérées, les cellules seront toujours géantes et les organes comportant un nombre de cellules constant, les ommatidies des *Artemia*, par exemple, resteront, quoi qu'il arrive, géants (ARTOM). Ce gigantisme cellulaire (1) est évidemment une

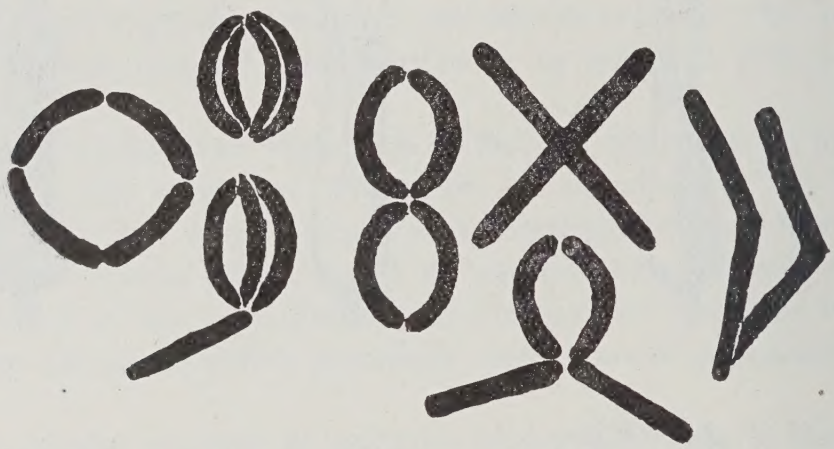


FIG. 414. — Divers modes possibles de disposition des chromosomes en tétravalents, à la diacinèse, chez les mutants tétraploïdes de *Datura stramonium* (d'après BELLING et BLAKESLEE, 1923).

manifestation nouvelle, et sur laquelle il n'est pas besoin d'insister plus longuement, du rapport nucléo-plasmatique (cf. p. 247).

Les relations entre l'autotétraploïdie, les phénomènes de disjonction chromosomique et la stabilité de la race sont dominés par ce fait que les autotétraploïdes sont *équilibrés*, c'est-à-dire possèdent un nombre pair de chromosomes homologues ; les phénomènes de disjonction sont alors normaux et donnent naissance à des tétraspores, puis à des gamètes fonctionnels ; d'où la stabilité de la race. Ce fait que le maintien des rapports numériques normaux entre chromosomes homologues suffit à assurer la fertilité confirme que la stérilité partielle et l'irrégulière descendance des mutants autotriploïdes était due à la condition déséquilibrée de leur matériel chromosomique. Enfin, il est intéressant de relever, chez les *D. Stramonium* tétraploïdes, l'existence, à la prophase hétérotypique, de tétravalents qui manifestent à nouveau les affinités précédemment signalées entre chomosomes homologues d'une même espèce.

1. *Primula Kewensis* (hybride *P. verticillata* × *P. floribunda*) possède normalement 18 chromosomes ($2n$) ; mais on observe parfois des exemplaires à 36 chromosomes de cette plante, exemplaires dont ni les dimensions d'ensemble, ni les dimensions cellulaires ne sont accrues par rapport au type normal. Mais il s'agit là d'un *faux tétraploïde*, dans lequel chacun des 18 chromosomes normaux est fragmenté en deux éléments (FARMER et DIGBY, 1914).

LES MUTANTS POLYSOMIQUES

Les mutants polysomiques sont caractérisés par l'addition accidentelle, à un ou à deux couples de chromosomes homologues de leur stock diploïde, d'un troisième ou même d'un quatrième chromosome homologue. On envisagera successivement ici l'origine, puis les caractères généraux des mutants polysomiques

Origine des mutants polysomiques.

L'origine première des mutants polysomiques paraît résider, comme Blakeslee et Belling l'ont constaté au cours des remarquables études qu'ils poursuivent, depuis 1915, sur les mutations du *Datura Stramonium* et leurs causes cytologiques, dans une anomalie de la première mitose réductrice ; cette anomalie, appelée *non-disjonction*, est relativement très rare ; ces savants l'ont, par exemple, observé huit fois sur 1137 figures de division examinées par eux. Elle présente les caractères suivants : une ou deux des paires de chromosomes groupés au strepsinema et à la diacinèse ne sont pas disjointes à la métaphase ; les deux partenaires de ce, ou de ces couples, au lieu de se séparer et de partir chacun vers un pôle différent, restent l'un auprès de l'autre et vont tous deux au même pôle, pour échoir tous deux au même noyau-fils (fig. 415) ; après la division homéotypique, deux des tétraspores possèdent chacune un noyau renfermant $n + 1$ ou $n + 2$ chromosomes et chacune des deux autres tétraspores, un noyau à $n - 2$ ou à $n - 1$ chromosomes. Les tétraspores à $n - 1$ ou à $n - 2$ chromosomes ne sont pas viables (Cf. p. 246) ; de celles à $n + 1$ ou à $n + 2$ chromosomes naissent des gamétophytes et, ultérieurement, des gamètes dont les noyaux possèdent une quantité correspondante de chromatine. On conçoit, dès lors, qu'un spermatozoïde à $n + 1$ ou à $n + 2$ chromosomes, fécondant une oosphère haploïde normale, soit l'origine d'un œuf, puis d'un sporophyte, à $2n + 1$ ou à $2n + 2$ chromosomes ; dans les noyaux de cette plante, à un, ou à deux des couples présents dans tout stock diploïde se surajoute un élément homologue ; ces trois chromosomes similaires constituent ce que Blakeslee et Belling ont appelé un groupe *trisome*, et les plantes dont les noyaux possèdent au moins un trisome sont dites *trisomiques* ; elles le sont une fois $(2n + 1)$ ou deux fois $(2n + 1 + 1)$ suivant que la non disjonction a porté sur une ou deux paires de chromosomes. Enfin, il peut arriver qu'un spermatozoïde à $n + 1$ chromosomes féconde une oosphère à noyau possédant aussi $n + 1$ chromosomes ; les plantes issues de cet œuf seront encore à $2n + 2$ chromosomes ; mais deux cas différents sont alors possibles ; le couple non disjoint du spermatozoïde peut être un autre que celui de l'oosphère : le noyau de l'œuf aura, dans ce cas, pour formule, $2n + 1 + 1$; il sera *deux fois trisomique* ; ou bien, le couple non disjoint du spermatozoïde est le même que celui de l'oosphère, et le noyau de l'œuf aura pour formule $2n + 2$; il comportera quatre mêmes chromosomes homologues, c'est-à-dire un groupe *tétrasome*.

Mais le phénomène de non disjonction n'est pas fréquent et les mutants trisomiques seraient exceptionnels, même dans les plus vastes cultures, s'ils n'avaient pas d'autres origines. Or, les mutants triploïdes, d'abord, sont une source abondante de mutants polysomiques ; on sait (cf. p. 897) que, lors de la mitose hétérotypique des triploïdes, chaque pôle reçoit un nombre très variable de chromosomes ; chez les *Datura*, par exemple, les

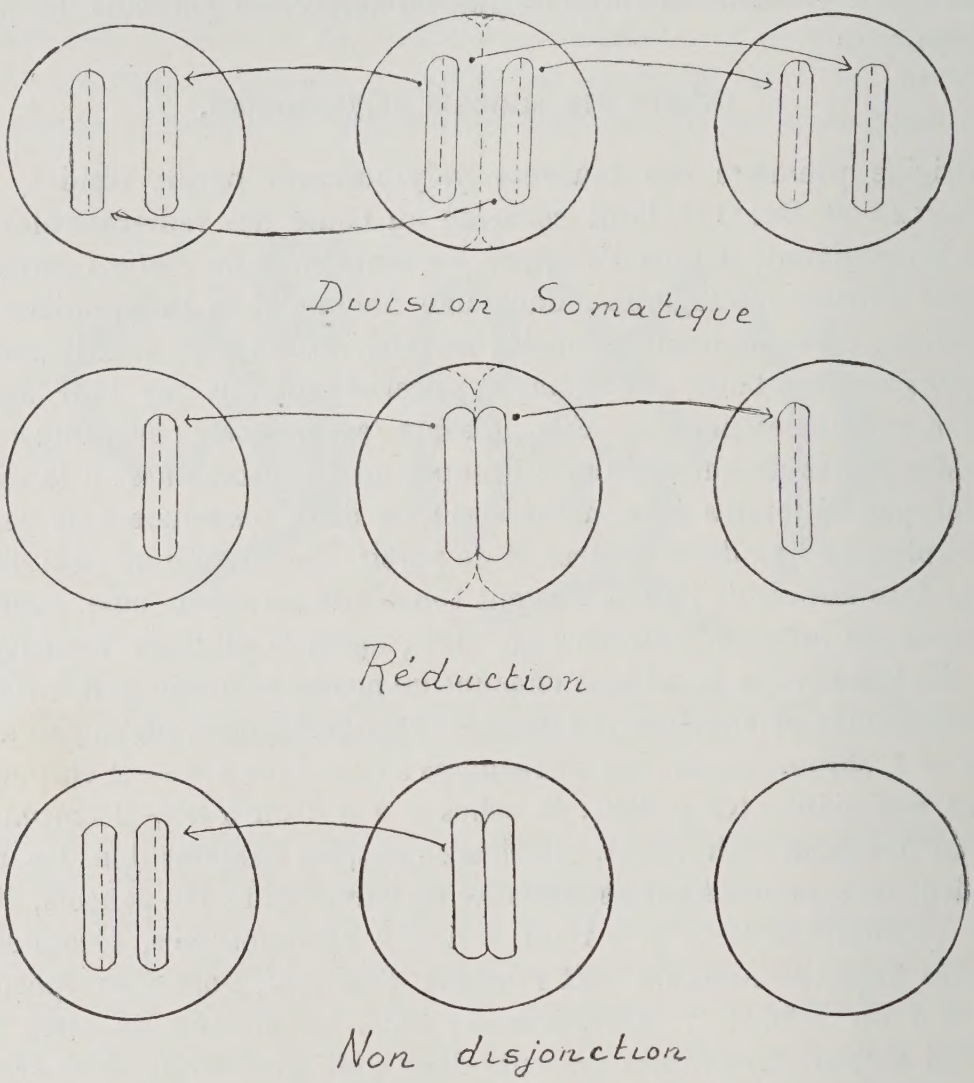


FIG. 415. — Schéma indiquant les divers comportements possibles d'une paire de chromosomes : le comportement normal dans la division somatique ; le comportement normal dans la division hétérotypique (réduction) ; le comportement anormal appelé *non-disjonction* (d'après BLAKESLEE et BELLING, 1924).

mieux connus à ce point de vue depuis les recherches de BELLING, il arrive fréquemment qu'un pôle reçoive, à la fin de la première division méiotique, 13 ($n + 1$) ou 14 ($n + 2$) chromosomes, nombres qui sont maintenus par la division homéotypique et se trouvent ainsi transmis aux tétraspores, puis aux gamètes. La descendance des mutants trisomiques eux-mêmes, d'autre part, est également nombreuse et diverse et comprend, à côté de types identiques aux parents, des formes nouvelles, elles-mêmes encore polysomiques, mais parfois d'une autre manière. C'est en analysant avec soin les générations successives issues de triploïdes ou des premiers mutants polysomiques apparus spontanément dans leurs cultures, que BLAKESLEE

et ses collaborateurs ont successivement obtenu la plupart des nombreux mutants de *Datura* sur lesquels ils ont poursuivi leurs si remarquables travaux

Caractères des mutants polysomiques.

Dans le peuplement d'*Oenothera Lamarckiana* d'Hilversum, Hugo DE VRIES vit apparaître,en même temps que l'Oenothère géante,deux autres formes nouvelles, bien distinctes à la fois par les caractères de leurs feuilles, de leurs fleurs et de leurs fruits ; il les appela *Oenothera albida* et *Oe. oblonga*; mais, tandis qu'*Oe. gigas* est, dès l'abord, remarquable par sa vigueur, ces deux nouvelles plantes se distinguent par leur faiblesse ; elles croissent, en effet, très lentement et, pour les élever, il faut leur donner tous les soins nécessaires à des plantes maladives. Beaucoup d'autres nouveautés, d'ailleurs, naissaient dans le champ d'Hilversum ; DE VRIES isola et décrivit successivement *Oe. lata*, caractérisé par sa tige molle et fragile, ses feuilles larges, ondulées, arrondies à l'extrémité, puis *Oe. scintillans* que distinguent ses feuilles d'un vert sombre, à surface lisse, brillantes au soleil. Or, ces quatre formes nouvelles et d'autres (*Oe. hamata*, *liquida*, *nitens*, *pulla*, etc...), découvertes plus récemment par des élèves ou des continuateurs de DE VRIES, en tout une cinquantaine de types bien différents par leurs caractères morphologiques et biologiques, furent étudiées au point de vue cytologique ; on reconnut (GATES, 1907, 1909, 1912 ; Miss LUTZ, 1908, 1912 ; VAN OVEREEM, 1922 ; DE VRIES et BOEDIJN, 1923, 1924 ; DE VRIES et GATES, 1928, etc...) que chacune possède des noyaux à 15, c'est-à-dire à $2n + 1$ chromosomes ($n = 7$ chez *Oe. Lamarckiana*). Comment expliquer ce grand nombre de formes trisomiques ? Il est impossible, dans l'état actuel des connaissances, de répondre précisément à cette question. On notera, toutefois, — remarque dont on comprendra, dans un instant, la signification — que les nombreuses formes trisomiques d'Oenothères ont été réparties par DE VRIES en *sept* groupes fondamentaux ; chacun de ces groupes, dont le nombre total est égal au nombre haploïde des chromosomes d'*Oe. Lamarckiana*, serait caractérisé par certaines affinités morphologiques ou biologiques rapprochant mutuellement les formes qui le composent (1).

Un rapide examen de quelques uns des principaux résultats obtenus par BLAKESLEE, BELLING et leurs élèves au cours de leurs recherches sur les *Datura* sera plus instructif ; ces savants ont décrit, en effet, de nombreux mutants trisomiques de Stramoine et ont réussi, malgré la difficulté de cette tâche, à donner de chacun une interprétation cytologique ; si certaines de ces interprétations sont, comme leurs auteurs sont les premiers

1. Le stock chromosomique diploïde d'*Oe. Lamarckiana* n'est pas, comme chez les *Datura* dont l'étude va suivre, la réunion de deux stocks haploïdes homologues, mais un ensemble complexe de chromosomes d'origines différentes (cf. p. 945) ; ainsi que HÅKANSSON (1930) et GATES (1931) l'ont fait remarquer, le nombre des différents trisomiques primaires possibles de cette espèce n'est donc pas limité à sept. Treize sont, en effet, théoriquement possibles, car l'extrachromosome peut correspondre, soit à l'un des douze chromosomes de l'anneau, soit à la paire chromosomique isolée (cf. p. 939).

à le reconnaître, tout à fait hypothétiques, la plupart d'entre elles reposent sur des faits si nombreux, d'ordre génétique et cytologique, que toute cette œuvre, dont la portée générale paraît considérable, présente un véritable caractère de grandeur. Parmi les mutants polysomiques de Stramoine, Blakeslee et ses collaborateurs ont montré qu'il convenait d'établir trois catégories fondamentales : les *mutants primaires*, les *mutants secondaires* et les *mutants tertiaires*. On envisagera successivement chacune de ces catégories.

Les mutants primaires.

Blakeslee ayant eu l'occasion, au cours de diverses recherches, de cultiver en grand des *Datura Stramonium*, eut, en 1915, la surprise de voir apparaître, au milieu des individus normaux, caractérisés par des fruits (capsules) ovoïdes, hérissés d'épines droites, et des feuilles à bord échancré par de profondes sinuosités, une plante nouvelle, parfaitement distincte par ses capsules en forme de globe surbaissé, couvertes d'aiguillons trapus et arqués, et ses feuilles à bords à peine sinueux ; les individus présentant cet aspect nouveau se révélèrent nettement moins vigoureux que les plantes originelles. Peu après, un autre mutant fut trouvé, qui présentait des caractères analogues, mais plus accentués : capsules plus surbaissées, aiguillons plus recourbés, feuilles entièrement à bord dépourvu de toute sinuosité, robustesse moindre encore ; Blakeslee désigna ces deux types voisins sous le nom de mutants « Globe ». Puis d'autres formes, toutes bien distinctes par leur port, par la disposition et les autres caractères de leurs feuilles, par l'aspect de leurs capsules et la longueur ou le nombre des épines couvrant celles-ci, apparurent successivement dans les cultures de Blakeslee : ce furent d'abord (Blakeslee et Avery, 1914) les mutants « Cocklebur »,caractérisés par des capsules étroites et de petite taille et des feuilles également étroites, à découpures peu profondes ; « Poinsettia » à feuilles longues, étroites, de teinte vert sombre, surtout denses vers l'extrémité des rameaux, ce qui confère à toute la plante un port analogue à celui de l'Euphorbiacée de même nom ; au cours des années qui suivirent, les mutants « Rolled », caractérisés par une capsule en forme de pain de sucre, couverte d'épines très courtes, réduites à l'état de verrues, « Echinus » dont les capsules sont hérissées de longs aiguillons droits, « Buckling », « Elongate », « Microcarpic », « Reduced », « Ilex » et « Glossy » furent, enfin, découverts et décrits (fig. 416) ; soit, au total, onze mutants primaires, onze «Apôtres» suivant l'expression de Blakeslee (1).

Telles étaient les observations du savant américain quand Belling, devenant son collaborateur cytologique, entreprit l'étude des chromosomes chez ces différents types de *Datura*.

Belling démontra d'abord que chaque noyau du sporophyte de *D. Stramonium* comporte douze paires de chromosomes, paires dont les dimen-

1. Blakeslee avait d'abord compté douze « Apôtres » ou mutants primaires ; mais trois de ceux-ci ont été reconnus, ultérieurement, être, en réalité, des mutants secondaires ou tertiaires, tandis que l'on ne devait plus découvrir que deux nouveaux mutants primaires.

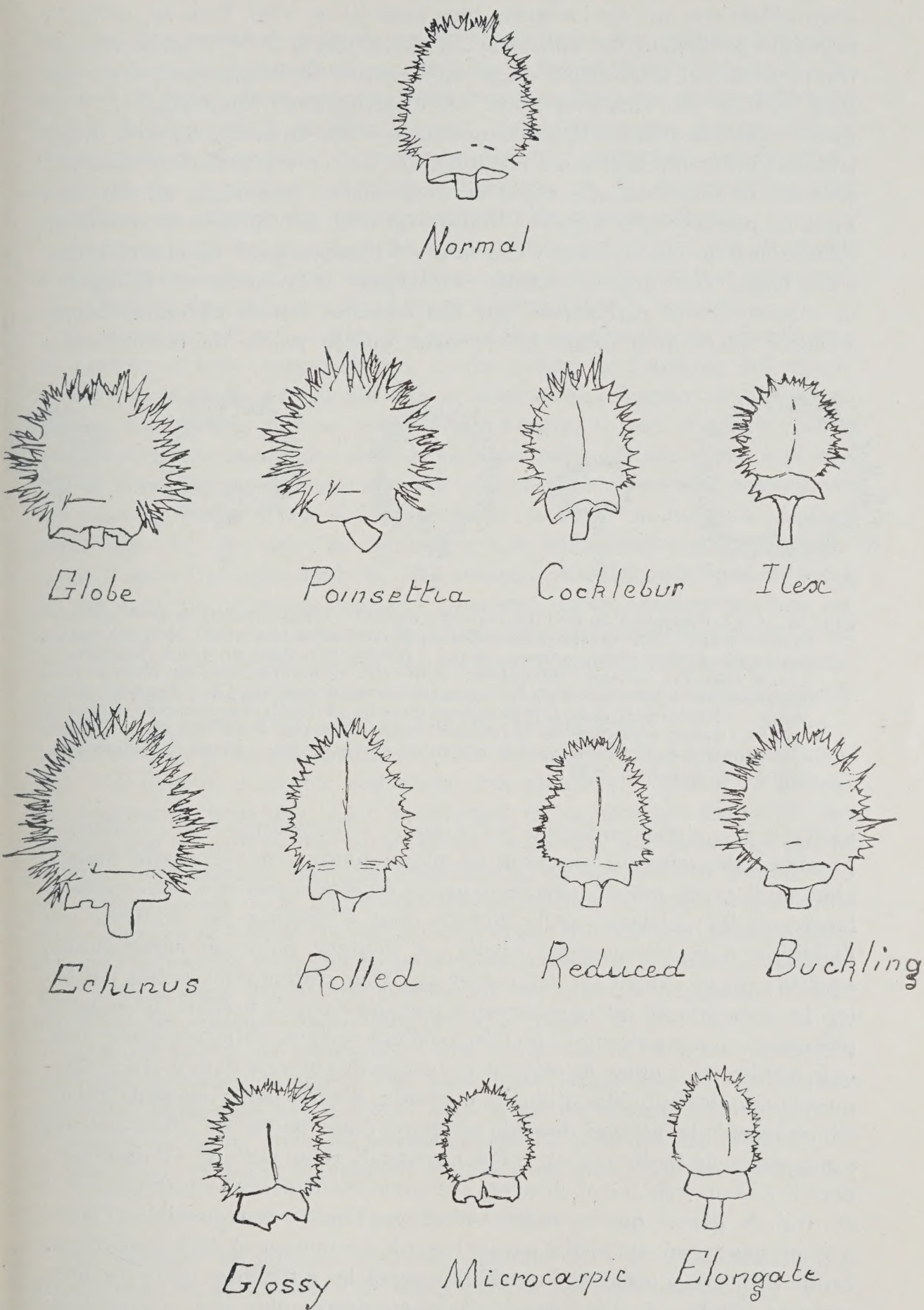


FIG. 416. — Silhouette des capsules d'un individu diploïde normal et des onze mutants trisomiques primaires, jusqu'à présent connus, de *Datura Stramonium* (d'après BLAKESLEE et BELLING, 1924).

sions différentes ont été indiquées plus haut (cf. p. 896). Tous les mutants primaires présentent des mitoses à 25, c'est-à-dire à $2n + 1$ chromosomes, comprenant, par conséquent, un groupe trisome. Théoriquement, ce groupe peut résulter de l'addition d'un extra-chromosome homologue à l'un quelconque des douze couples composant le stock diploïde ; *a priori*, douze trisomes différents sont donc possibles. Or, BELLING a reconnu l'existence effective de onze trisomes distincts, dont chacun caractérise un des onze mutants primaires ; le mutant « Rolled » est celui dont le trisome résulte de l'addition d'un chromosome « très long » à l'unique paire de chromosomes « très longs » (*L*) ; quatre mutants : « Buckling », « Cocklebur », « Elongate » et « Glossy », sont caractérisés par des trisomes formés de chromosomes « longs », alors qu'il existe précisément quatre paires de chromosomes

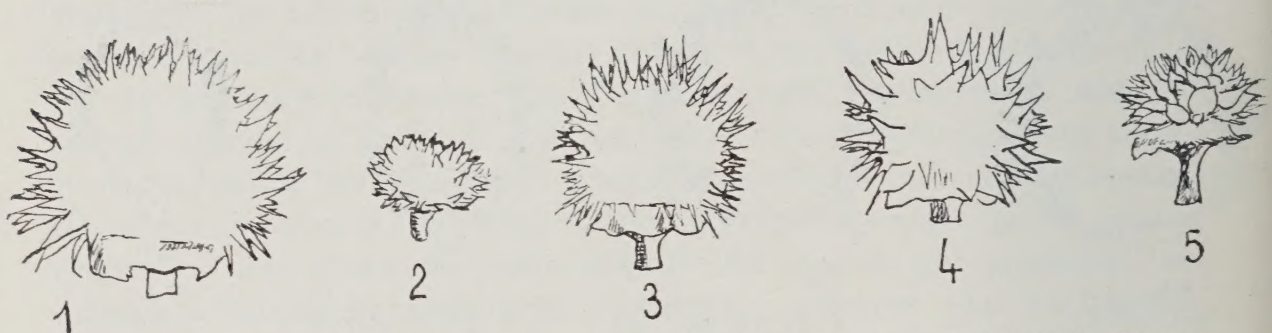


FIG. 417. — 1, Capsule d'un mutant « Globe » diploïde (trisome formé de trois chromosomes « petits » dans un stock diploïde). — 2, Capsule d'un mutant « hyper-Globe », contenant quatre chromosomes « petits » (tétrasome) dans un stock diploïde. — 3, 4, 5, mutants « Globe » tétraploïdes contenant respectivement un, deux et trois chromosomes « petits », en plus des quatre chromosomes « petits » du stock tétraploïde. — Remarquer que l'accroissement dans les particularités caractéristiques de « Globe » (forme surbaissée de la capsule ; largeur relative des épines) est manifeste à mesure qu'augmente le nombre des extra-chromosomes « petits » (d'après BLAKESLEE et BELLING, 1924).

« longs » (4 *l*) ; trois mutants : « Echinus », « Microcarpic » et « Reduced » possèdent des trisomes composés de chromosomes « moyennement longs », alors qu'il existe précisément trois paires de chromosomes « moyennement longs » (3 *M*) ; « Globe » est le mutant dont le trisome est constitué par l'addition d'un chromosome « petit » à l'unique paire de chromosomes « petits » (*S*) et « Ilex » est caractérisé par trois chromosomes « très petits » (*s*). La concordance est donc presque parfaite entre le nombre de mutants primaires connus présentant un trisome d'une certaine catégorie, d'une part, et le nombre de couples de cette même catégorie compris dans le stock chromosomique des individus diploïdes normaux, d'autre part ; une seule discordance existe ; le matériel diploïde comporte deux paires de chromosomes « moyennement petits » (2 *m*), et l'on ne connaît qu'un mutant, « Poinsettia », dont le trisome soit fait d'éléments « moyennement petits » ; tout permet, il est vrai, de penser que ce mutant n'est que l'un des deux possibles, l'autre n'ayant pas encore été réalisé par les hasards des méioses et des fécondations. Enfin, BELLING a interprété cytologiquement les différences entre les deux mutants « Globe » dont les caractères ont été décrits plus haut : de ces deux formes, celle qui présente les caractères *les moins* accentués possède un *trisome* formé d'éléments « petits », tandis que celle dont les caractères

sont *les plus* accentués possède un *tétrasome* formé des mêmes éléments ; cette dernière forme est donc un véritable « hyper-Globe » (fig. 417). On ne connaît pas d'autres mutants tétrasomiques, bien que douze différents soient théoriquement possibles. Quant aux *trisomiques doubles*, on a réussi, jusqu'à présent, à en découvrir dix ; ils présentent, morphologiquement, des caractères composites, résultant de la superposition des caractères de chacun des trisomiques simples correspondants.

Il restait à préciser les caractères de la méiose chez les mutants primaires et à définir les règles de leur descendance ; tandis que Belling se consacrait à la première de ces tâches, Blakeslee accomplissait la seconde.

La mitose réductrice des mutants polysomiques primaires ne présente pas de caractères très exceptionnels : douze gemini se forment, qui seront régulièrement dissociés, tandis que le chromosome impair se dirige, au hasard, semble-t-**il,** vers un pôle ou vers l'autre. Il faut, toutefois, noter que les éléments du trisome sont, le plus souvent, unis entre eux, à la diacinèse, d'une manière spéciale : ils sont attachés l'un à l'autre et constituent alors des figures en V (cas le plus fréquent), ou en Y, ou encore en anneau porté (fig. 418, A) ; dans les formes en V, le chromosome supplémentaire serait, d'après Belling, celui qui, plié, occupe le sommet de la figure et porte un des deux chromosomes normaux à chacune de ses extrémités ; dans les autres formes, le chromosome supplémentaire serait *toujours droit* ; c'est donc lui qui, dans le dernier cas, supporterait l'anneau. Toutes ces particularités seront interprétées plus loin, à la lumière des dispositifs différents observés, au même stade, chez les mutants secondaires.

Les mutants primaires apparaissent soit spontanément, dans les cultures, soit — et c'est là, pour eux, une origine très régulière, — parmi les générations issues de triploïdes. *Leur descendance* ne dépend pas seulement des hasards des méioses et des fécondations — hasards auxquels sont dus la présence ou l'absence, dans les descendants, du chromosome impair —; elle dépend encore de la vitalité des tétraspores à $n + 1$ ou à $n + 2$ chromosomes et de la vitalité des plantes trisomiques elles-mêmes, facteurs dont il n'est pas possible d'exposer ici les diverses modalités. Il suffira d'indiquer que, compte tenu, autant que possible, de ces facteurs complexes, la descendance des mutants trisomiques primaires paraît ne pas s'écarter outre mesure des prévisions théoriques : elle comprend, à côté de nombreux individus diploïdes normaux, une assez forte proportion de trisomiques primaires, identiques aux parents ; dans le cas du mutant « Globe », on y rencontre, en outre, quelques tétrasomiques. La présence des mutants secondaires qui vont être maintenant étudiés y est tout à fait exceptionnelle.

Les mutants secondaires.

Les mutants secondaires n'existent jamais dans la descendance des triploïdes et rarement dans celle des primaires ; en règle générale, ils apparaissent soudainement dans les cultures et c'est dans ces conditions qu'ils ont été tout d'abord observés. Tous sont nettement définis par certains caractères morphologiques ; une pénétrante analyse a, toutefois, permis

à Blakeslee de trouver des ressemblances entre l'un ou l'autre des mutants secondaires connus — on en a décrit dix en tout — et un des mutants primaires précédemment étudiés ; d'autre part, chaque mutant secondaire comprend régulièrement, dans sa descendance, à côté d'individus semblables à lui-même, des exemplaires du mutant primaire duquel il se rapproche. Sur cette double base, morphologique et génétique, il est donc déjà possible de grouper les divers mutants secondaires autour de primaires correspondants, dont ils apparaissent ainsi, dans une certaine mesure, comme les *acolytes* (Blakeslee). Mais, dans tous ces rapprochements, l'étude cytologique, poursuivie par Belling, devait constituer un guide indispensable.

On a reconnu d'abord que chaque mutant secondaire présente un trisome de même longueur que celui du primaire correspondant. Il existe, en effet, deux mutants secondaires présentant des affinités avec le primaire « Rolled » et, comme lui, possédant un trisome « très long » : l'un, « Sugarloaf », possède des capsules en forme, très caractéristique, de pain de sucre ; l'autre, « Polycarpic » (découvert, dès 1919, par Blakeslee et Avery, en même temps que les mutants primaires « Cocklebur » et « Poinsettia ») se distingue essentiellement par la présence fréquente de carpelles abortifs surnuméraires, et aussi par un port spécial et une croissance lente. On connaît cinq mutants secondaires à trisome « long » ; deux d'entre eux : « Strawberry » (allusion à ses capsules en forme de fraise) et « Maple » (feuilles rappelant celles de l'Erable) se groupent nettement autour du primaire « Buckling » ; celui-ci est, en effet, intermédiaire entre « Strawberry », plante dressée à feuilles étroites et « Maple », plante étalée à feuilles larges ; le troisième mutant secondaire à trisome long, « Wedge », a été rapproché de « Cocklebur » ; le quatrième, « Smooth », de « Glossy » ; le cinquième, enfin, « Undulate », d' « Elongate ». Deux secondaires à trisome « moyennement long » ont été groupés, le premier, « Mutilated », au voisinage d'« Echinus » (« Echinus » et « Mutilated » sont les deux seuls mutants de *Datura* dont le pollen soit largement — dans la moitié des grains environ — dépourvu d'amidon), le second, « Scalopped »,au voisinage de « Reduced». Un secondaire à trisome « moyennement petit », « Dwarf », est considéré comme l'acolyte de « Poinsettia ». Enfin, l'on ne connaît pas de secondaire à trisome « petit » (c'est-à-dire pouvant correspondre à « Globe »), ni à trisome « très petit » (c'est-à-dire pouvant correspondre à « Ilex) » ; « Microcarpic », l'un des primaires à trisome « moyennement petit », est, lui aussi, jusqu'à présent dépourvu d'acolyte. Ces données sont résumées dans le tableau suivant.

Primaires	*Secondaires*	*Nature du trisome*
« Rolled »	« Sugarloaf »	L
	« Polycarpic »	
« Buckling »	« Strawberry »	l
	« Maple »	

Primaires	*Secondaires*	*Nature du trisome*
« Cocklebur »	« Wedge » inconnu	l
« Elongate »	« Undulate » inconnu	l
« Glossy »	« Smooth » inconnu	l
« Echinus »	« Mutilated » inconnu	M
« Microcarpic »	inconnu inconnu	M
« Reduced »	« Scalopped » inconnu	M
« Poinsettia »	« Dwarf » inconnu	m
Inconnu	inconnu inconnu	m
« Globe »	inconnu inconnu	S
« Ilex »	inconnu inconnu	s

Ces données n'auraient pu être comprises, ni même acquises, sans les recherches poursuivies par BELLING sur la disposition des chromosome diacinétiques chez les mutants secondaires. Chez ceux-ci, le chromosome impair est parfois situé au sommet d'une figure en V, comme dans les formes primaires ; mais, souvent, les deux extrémités du V, tendent à se toucher de manière à réaliser un dispositif annulaire (fig. 418, B) ; de plus, et surtout, chaque fois que le chromosome impair des types secondaires n'est pas engagé dans de telles figures en V, il se présente comme *enroulé sur lui-même* et ses deux bouts se trouvent alors en contact (fig. 418, D).

Cette constatation devait jouer un rôle essentiel dans l'établissement d'une théorie explicative des mutants de *Datura*. On devait, en effet, supposer — et toute une série de faits, déjà cités au cours de l'étude des mutants polyploïdes, ou qui seront indiqués plus loin, corroborent une telle hypothèse —, on devait supposer que les extrémités chromosomiques qui s'attirent sont homologues. BELLING admit, dès lors, que le chromosome impair des mutants secondaires présente les mêmes propriétés dans toute sa longueur : ses deux bouts, homologues, tendent à se joindre ; au contraire, le chromosome impair des mutants primaires, identique, à cet égard, à tous

les chromosomes normaux de *Datura*, n'affecte jamais la forme d'anneau et doit présenter, par conséquent, des propriétés différentes à l'une et à l'autre de ses extrémités. Or, tout chromosome de *Datura* présente, à peu près au milieu de sa longueur, une constriction qui le révèle formé de deux articles sensiblement égaux, *a* et *a'*, *b* et *b'*, *c* et *c'*, etc..., chaque lettre, *a*, *b*, *c*, etc..., étant la même pour l'un et l'autre partenaire de chacune des

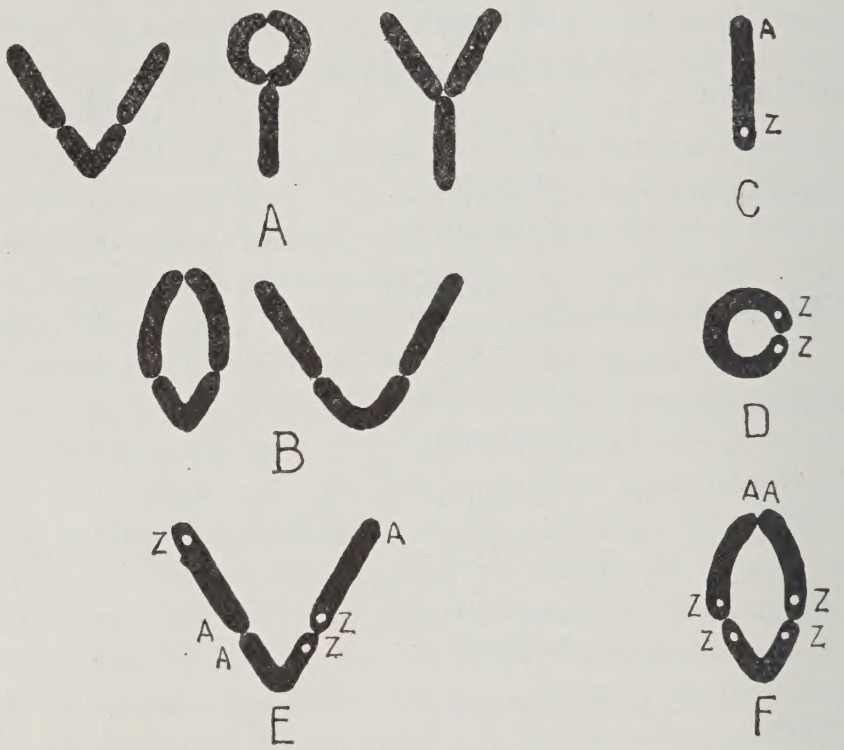


FIG. 418. — Caractères du chromosome supplémentaire et des trisomes chez les mutants trisomiques primaires et secondaires de *Datura Stramonium*. — A. Dispositions possibles du trisome chez les trisomiques primaires. — E. Interprétation des attaches chromosomiques dans le trisome en V d'un trisomique primaire (les bouts homologues sont marqués par les mêmes lettres et les bouts « Z » sont, en outre, indiqués par un point blanc). — C. Chromosome supplémentaire isolé d'un trisomique primaire. — B. Dispositions possibles du trisome chez les trisomiques secondaires. — F. Interprétation des attaches chromosomiques dans le trisome en anneau d'un trisomique secondaire. — D. Chromosome supplémentaire isolé d'un trisomique secondaire (d'après BELLING et BLAKESLEE, *in* GUYÉNOT, 1930).

douze paires chromosomiques. On peut alors supposer que des échanges matériels surviennent, au moment d'une prophase réductrice, entre deux chromosomes homologues : celles des extrémités de ces deux chromosomes qui présentent la même constitution, c'est à-dire les extrémités *a* et les extrémités *a'*, par exemple, se réuniraient deux à deux, puis se souderaient par un phénomène du même ordre que ceux décrits plus haut (cf. pp. 803 et suiv.); le disome annulaire ainsi réalisé se couperait ensuite en deux moitiés, non pas au niveau des points de soudure, mais au niveau des constrictions médianes, lieux de moindre résistance : deux chromosomes nouveaux, faits chacun de deux articles identiques, répondant, par conséquent, aux formules *aa*, *bb* ou *a'a'*, *b'b'*, etc..., seraient constitués. On conçoit, dès lors,

les mutants primaires comme étant ceux dont le trisome réunit trois chromosomes homologues, de type banal, *hétérogènes*, formés, par exemple, d'un

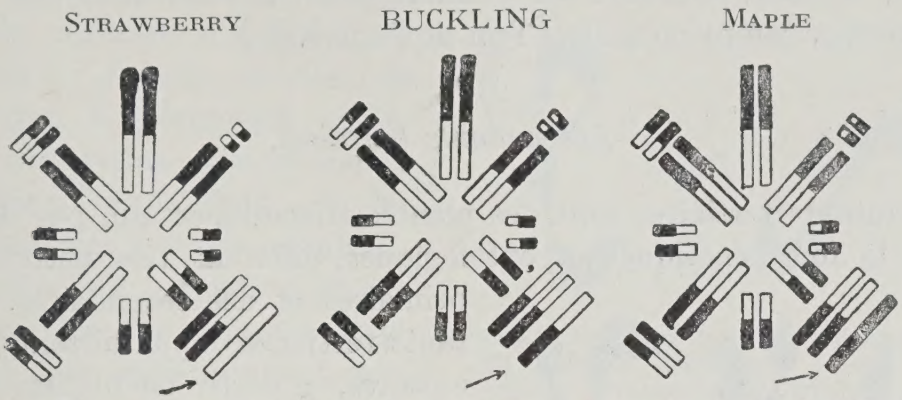


FIG. 419. — Disposition des chromosomes chez un mutant primaire (« Buckling ») de *Datura Stramonium* et les deux secondaires correspondants (« Strawberry » et « Maple »). Les flèches indiquent les chromosomes supplémentaires. Dans chaque trisome, on peut désigner les moitiés « blanches » par la lettre *a*, les « noires » par *a'* (d'après BLAKESLEE et BELLING).

article *a* et d'un article *a'* ; ce trisome des primaires comprend donc deux parts d'égale importance : trois articles *a* et trois articles *a'* (fig. 419, « Buckling », et fig. 420, A et D). Quant aux mutants secondaires, ils apparaissent comme résultant de l'adjonction, à un stock diploïde, d'un chromosome *homogène*, *aa*, ou *a'a'*, etc... ; ainsi conçu, le trisome d'un acolyte comporte donc deux chromosomes homologues, de type banal, *aa'* l'un et l'autre, et l'extra-chromosome *aa* ou *a'a'*, soit deux parts d'importance inégale : deux articles *a* pour quatre articles *a'*, ou inversement (fig. 419, « Strawberry » et « Maple », et fig. 420, B, C et E) ; deux mutants secondaires au maximum, cytologiquement complémentaires, sont donc possibles pour chaque mutant primaire.

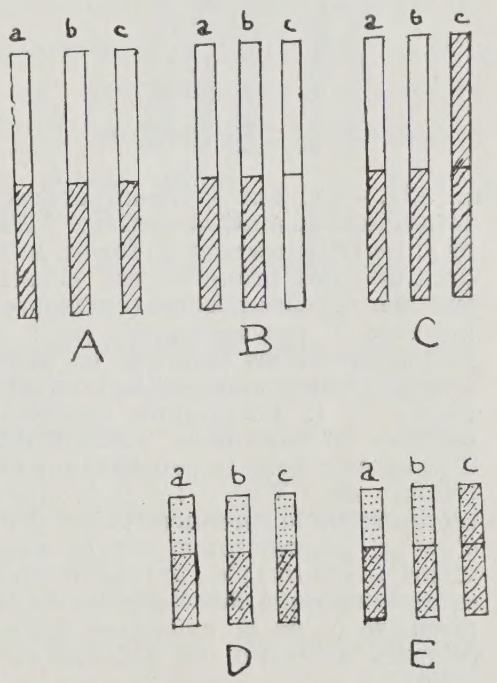


FIG. 420. — A, trisome, formé de trois chromosomes très longs (L), caractéristique du mutant primaire « Rolled ». — B et C, trisomes des secondaires correspondants : « Sugarloaf » (B) et « Polycarpic » (C). — D, trisome, formé de trois chromosomes moyennement longs (*m*) caractéristique du mutant primaire « Poinsettia ». — E, trisome du secondaire correspondant : « Dwarf » (d'après BELLING et BLAKESLEE).

Il faut reconnaître que cette conception présente, malgré son caractère hypothétique, une grande valeur explicative ; elle permet de rendre compte, non seulement de la disposition annulaire de l'extrachromosome isolé des mutants secondaires, alors que celui des primaires est, dans les mêmes conditions, toujours droit, mais encore, comme le montre la fig. 418, F, de la disposition annulaire souvent réalisée par le trisome des secondaires,

jamais observée chez les primaires ; enfin, cette interprétation permet de comprendre pourquoi jamais un mutant primaire ne présente plus de deux acolytes, et aussi pourquoi ces derniers peuvent être, dans leur morphologie externe, complémentaires l'un de l'autre.

Les mutants tertiaires.

Les mutants tertiaires sont des plantes trisomiques qui, par des caractères à la fois génétiques et cytologiques, diffèrent, très nettement, des primaires et des secondaires. Les mutants tertiaires apparaissent dans les cultures, à partir de plantes diploïdes normales, soit soudainement, soit après irradiation de celles-ci par le radium (émanation). La descendance des tertiaires est très complexe et peut comprendre à la fois des tertiaires de même type ou, au contraire, de type nouveau, et aussi des primaires appartenant à une ou plusieurs des onze formes connues.

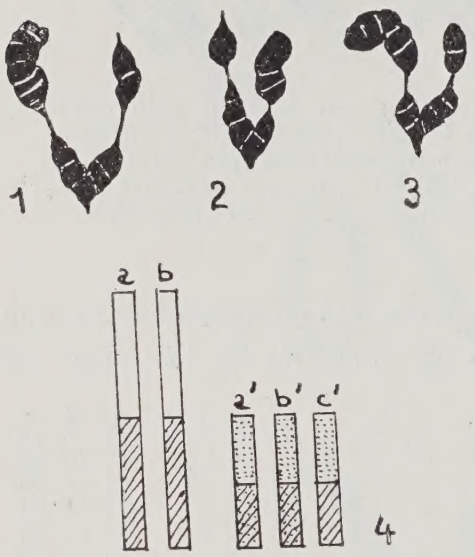


FIG. 421. — 1, 2 et 3, trisomes caractéristiques du mutant tertiaire « Wiry » : les trisomes sont en forme de V dont une des branches est constituée par un chromosome (extrachromosome « moyennement petit ») nettement moins long que les deux autres (chromosomes de la première paire). — 4. Diagramme représentant les chromosomes susceptibles d'intervenir dans la constitution du trisome de « Wiry » ; *a* et *b*, chromosomes de la première paire (L) ; *a'* et *b'*, chromosomes de la neuvième paire (*m*) ; *c'*, extra-chromosome réunissant des éléments de la première et de la neuvième paires (d'après BELLING et BLAKESLEE, 1926).

Du point de vue cytologique, les mutants tertiaires sont caractérisés par ce fait que, lors de la métaphase hétérotypique, l'extra-chromosome peut s'associer indifféremment, pour former un trisome, à l'un ou à l'autre de deux couples chromosomiques distincts. Dans le mutant tertiaire «Wiry», par exemple, le chromosome impair, qui est « moyennement petit », s'associe, soit au couple *L*, noyau du trisome des primaires « Rolled » (fig. 421, *1* à *3*), soit (1) à un des couples *m* (un de ces couples est, on le sait, le noyau du trisome de « Poinsettia ») ; de plus, « Wiry » compte, parmi ses descendants, les mutants primaires « Rolled » et « Poinsettia ». L'extra-chromosome de « Wiry », attiré à la fois par les chromosomes du groupe « Rolled » et du groupe « Poinsettia », doit donc être constitué d'un segment « Poinsettia », segment que BELLING admet être de longueur normale, auquel est attaché, à la place du segment qui l'accom-

1. Dans 13 cas, par exemple, BELLING et BLAKESLEE observent (1926) qu'un chromosome *m*, de la neuvième paire (« Poinsettia ») est associé à deux chromosomes de la première paire (« Rolled »), comme dans la figure 421 ; — dans 2 cas, trois chromosomes *m* étaient associés ensemble ; — enfin, dans 1 cas, deux chromosomes *m* étaient associés à un chromosome de la première paire.

pagne ordinairement, un fragment, de même longueur, du chromosome « Rolled » (fig. 421, *4*). On conçoit ainsi que les gamètes d'une telle plante puissent reconstituer un certain nombre de mutants « Rolled » ou « Poinsettia » ; il suffit, en effet, de supposer que des échanges matériels sont intervenus entre les extra-chromosomes, d'une part, et les chromosomes des groupes « Poinsettia » et « Rolled », d'autre part ; à ceux-ci ont été restitués les fragments qui leur appartiennent normalement et à l'extra-chromosome la moitié complémentaire normale caractéristique du groupe « Poinsettia ». Or, on sait que le principe de cette hypothèse c'est-à-dire la possibilité d'échanges matériels entre chromosomes, ne paraît pas pouvoir être mis en doute.

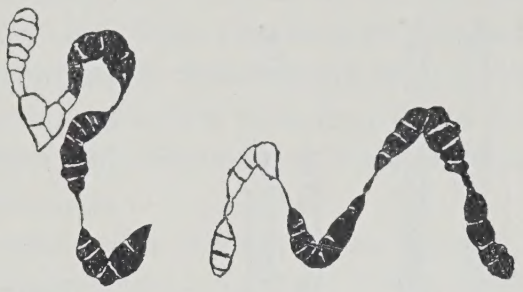


FIG. 422. — Chaînes de cinq chromosomes du mutant tertiaire « Hedge » : les grands chromosomes figurés en noir seraient les deux chromosomes de la première paire et le chromosome supplémentaire ; les petits chromosomes figurés en blanc représenteraient la sixième paire (d'après BELLING et BLAKESLEE, 1926).

Le mutant tertiaire « Hedge » présente, à la diacinèse, des chaînes de cinq chromosomes disposés bout à bout (fig. 422) ; c'est là une manifestation très nette du phénomène appelé, par GATES (1931), *caténation*, phénomène observé chez diverses autres plantes et, surtout chez les Oenothères (cf. p. 938 et suiv.). Or, d'après BELLING et BLAKESLEE (1926), ces chaînes seraient constituées de trois chromosomes « très longs » et de deux chromosomes « moyennement longs » ; ces derniers seraient les deux éléments normaux de la sixième paire ; des trois chromosomes « très longs », deux seraient les constituants normaux de la première paire et le troisième, c'est-à-dire le chromosome supplémentaire, comprendrait à la fois de la substance de la première paire et la substance caractéristique du demi-chromosome « Mutilated » de la sixième paire ; ce chromosome mixte, attirant, par une de ses extrémités, les chromosomes de la sixième paire, par son autre extrémité les chromosomes de la première paire, serait responsable de la constitution des chaînes de cinq chromosomes.

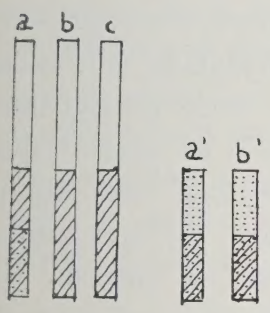


FIG. 423. — A. Diagramme représentant les chromosomes susceptibles d'intervenir dans la constitution du trisome de « Dwarfsugarloaf » ; *a'* et *b'*, chromosomes normaux de la neuvième paire (*m*). — *b* et *c*, chromosomes normaux de la première paire (L). — *a*, extra-chromosome possédant à la fois les deux constituants des chromosomes L et un des constituants des chromosomes *m* (d'après BELLING et BLAKESLEE).

Un autre mutant tertiaire, « Dwarfsugarloaf », présente un extra-chromosome « très long » qui peut s'associer, à la prophase réductrice, tantôt au couple « très long », tantôt à un couple « moyennement petit » ; il semble que ce groupement soit dû à la présence, à l'extrémité de l'extra-chromosome, d'un demi-chromosome de « Poinsettia » ; BELLING a même précisé

qu'il s'agit du demi-chromosome dont le doublement caractérise le mutant secondaire « Dwarf » ; et la partie du chromosome « très long » dans laquelle est inclus ce demi-chromosome « Dwarf » serait celle dont le doublement caractérise le mutant secondaire « Polycarpic » ; l'extra-chromosome comprendrait donc,dans ce cas, l'article « Sugar-loaf » (complémentaire de « Polycarpic ») intact et un fragment de l'article « Polycarpic » auquel serait attaché l'article « Dwarf » (fig. 423) ; d'où le nom composé donné présentant au mutant cet extra-chromosome à structure complexe.

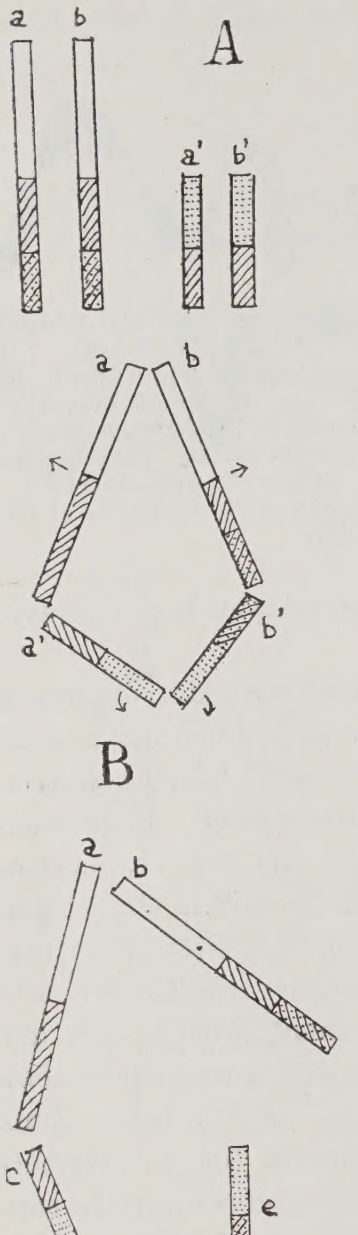


Fig. 424. — A. Diagramme représentant les chromosomes de constitution particulière des première et sixième paires, caractéristiques de la race B (comparer avec les chromosomes normaux de ces mêmes paires : fig. 421, 4, *ab* et *a' b'*). — B. Anneau formé par les chromosomes des paires L et *m*, à la diacinèse, chez les hybrides entre individus normaux et individus de la race B ; les flèches indiquent le sens dans lequel se produira la disjonction des constituants de l'anneau. — C. Chaîne ouverte, formée à la diacinèse d'un hybride entre individu de race B et trisomique « Poinsettia » ; la chaîne ne peut pas se fermer par suite de la présence d'un extra-chromosome de la neuvième paire (d'après Belling et Blakeslee).

Mais l'origine de cet extrachromosome de « Dwarfsugarloaf » mérite d'être indiquée. En effet, Blakeslee a isolé une race de *Datura Stramonium*, dite « race B », dont le comportement, dans les croisements avec les individus de la race normale, est, du point de vue cytologique, très remarquable ; or, « Dwarfsugarloaf » descend d'un tel croisement. Tous les hybrides ainsi produits présentent, à la diacinèse, *une chaîne de quatre à cinq chromosomes disposés bout à bout* : nouvelle manifestation très nette du phénomène de caténation. Dans les hybrides entre individus de de la race B et trisomiques, on peut observer, suivant les cas, une chaîne fermée de quatre chromosomes, ou une chaîne de cinq chomosomes, ouverte ou fermée. En comparant les résultats obtenus, notamment par l'emploi de tel ou tel trisomique, Blakeslee et Belling sont parvenus à se convaincre que les individus de la race B diffèrent des autres par une structure anormale de leurs chromosomes « très longs » (couple « Rolled ») et « moyennement petits » (couple « Poinsettia ») ; ces derniers sont dépourvus d'article « Dwarf », mais possèdent, à sa place, un fragment de l'article « Polycarpic » des chromosomes « très longs » ; et ce fragment est précisément remplacé, dans chaque chromosome « très long », par l'article « Dwarf » que ne possèdent plus les chromosomes « moyennement petits » (fig. 424,

A). Dans les tétradocytes des hybrides entre individus normaux et individus de race B, l'anneau formé par les quatre chromosomes est constitué, comme l'indique le schéma ci-contre (fig. 424,B), et, dans les tétradocytes d'hybrides entre individus de la race B et individus trisomiques « Rolled » ou « Poinsettia », c'est-à-dire comprenant un extra-chromosome susceptible, par ses affinités pour les chromosomes caractéristiques de la race B, de s'intercaler dans la chaîne, celle-ci comprendra cinq éléments et sera ouverte ; la fig. 424, C en donne la représentation.

Toutes ces interprétations, de même que celles, plus récentes, que Blakeslee et Belling ont donné du mutant tertiaire « Nubbin » (1927, 1928), sont évidemment fort compliquées et l'on est très tenté, tout d'abord, d'en contester la légimitité : les schémas des savants américains dépassent, en effet, de beaucoup, semble-t-il, ce que l'on peut observer dans les préparations, où les chromosomes se présentent comme des éléments homogènes et toujours quelque peu déformés par les divers traitements dont les cellules ont été l'objet. Aussi, ces ultimes déductions des savants américains rencontrent-elles, dans de nombreux milieux, un grand scepticisme. On saura, plus tard, jusqu'à quel point sont justifiés ces doutes ; il faut, toutefois, dès maintenant, insister sur le fait que les interprétations ainsi discutées ne sont pas seulement basées sur des préparations microscopiques, mais encore sur des données génétiques très nombreuses et recueillies par des savants dont l'exceptionnelle expérience à ce point de vue ne saurait être contestée. C'est à l'emploi de cette double méthode, cytologique et génétique, les résultats de l'une éclairant ceux de l'autre, et réciproquement, que l'œuvre de Blakeslee et Belling doit dès maintenant, et quelles que puissent être les réserves appelées par certains points particulièrement délicats, une grande force démonstrative.

* * *

L'étude des mutants trisomiques primaires, secondaires ou tertiaires, a mis en évidence un certain nombre de faits, qu'il convient maintenant de dégager de l'ensemble des circonstances dans lesquelles ils se manifestent.

Ce sont, tout d'abord, les faits concernant les affinités entre chromosomes homologues, affinités déjà soulignées au cours de l'étude des mutants polyploïdes. Par l'étude des mutants trisomiques, la notion de ces affinités se précise : un même chromosome peut présenter des extrémités homologues capables de s'attirer ou, au contraire, des extrémités sans affinité mutuelle reconnaissable.

Un chromosome peut paraître, en effet, se comporter — et c'est là une donnée nouvelle due à la connaissance des trisomiques — comme un élément hétérogène, fait de deux ou plusieurs composants séparables les uns des autres et présentant des propriétés physico-chimiques différentes, comme en témoignent, du point de vue cytologique, les phénomènes d'attirance, sous leurs divers aspects (formation d'anneaux, de chaînes ouvertes ou fermées).

Enfin, et surtout, la réalisation de tel ou tel de ces dispositifs chromosomiques *coïncide constamment* avec la réalisation de tel ou tel mutant, reconnaissable à tout un ensemble de caractères morphologiques et ainsi parfaitement défini ; ces coïncidences, contestables, peut-être, pour les mutants tertiaires, sont très nettes pour les mutants secondaires et tout à fait évidentes pour les mutants primaires ; il suffit, en effet, de rappeler qu'il existe autant de mutants primaires que de couples chromosomiques et, plus précisément, autant de mutants primaires avec trisome d'une longueur déterminée que de couples chromosomiques de même longueur. Or — et c'est là le fait essentiel — la réalisation de tel ou tel de ces dispositifs cytologiques dépend exclusivement des hasards de la disjonction des chromosomes à la prophase méiotique, et de leur regroupement, à la fécondation. En d'autres termes, la morphogenèse, et, par conséquent, la morphologie de l'adulte, diffèrent, toutes conditions de milieu étant les mêmes, chez les individus diploïdes ordinaires et chez d'autres individus, nés, cependant, de parents identiques à ceux des précédents, peut-être même frères de ceux-ci, mais présentant, à la suite d'une irrégularité survenue au cours d'une méiose, l'un ou l'autre de leurs chromosomes en triple ou quadruple exemplaire. En outre, le fait qu'il existe autant de formes trisomiques que de trisomes différents, tend à confirmer la notion, déjà suggérée par les phénomènes cytologiques d'attirance entre chromosomes ou fragments de chromosomes, d'une hétérogénéité des stocks chromosomiques et même, comme le prouverait l'existence des mutants secondaires, d'une hétérogénéité de chaque chromosome en particulier.

LES LOIS DE MENDEL

Hugo DE VRIES, analysant les caractères qui permettent de reconnaître les diverses espèces, variétés ou races de Végétaux supérieurs, arrive aux conclusions suivantes : les espèces « se distinguent des formes affines par la majeure partie de leurs organes ; ... chacune a son type propre qu'il est impossible de définir par un seul terme » ; les mutants d'*Oenothera Lamarckiana* ou de *Datura Stramonium*, qui diffèrent de la plante originelle simultanément par de nombreux détails dans la forme et la disposition des tiges, des feuilles et des fruits seraient donc, dans la conception de l'éminent biologiste, des nouveautés ayant rang d'espèces. Les variétés, au contraire, doivent leur origine « à la perte d'un caractère déjà existant ou, moins souvent, à la réacquisition d'une qualité perdue antérieurement ; dans les deux cas, rien de nouveau n'est produit »; le *D. Stramonium* à fleurs blanches par exemple, ne diffère de la variété à fleurs violacées, appelée *D. Tatula*, que par l'absence de pigment anthocyanique dans les pétales, les tiges et les nervures des feuilles ; et la variété *inermis* de cette même espèce se distingue du type exclusivement par l'absence d'épines sur le fruit. D'une manière générale, les caractères qui séparent les variétés, telles que DE VRIES

les conçoit, offrent cette particularité d'être toujours en opposition avec un caractère du même ordre, mais contraire ; c'est, par exemple, pour un individu d'une espèce déterminée, le caractère de croître jusqu'à une taille élevée, ou celui de produire, en certains points de son appareil végétatif ou floral, des pigments vacuolaires, ou de posséder des poils, ou de former des graines lisses, caractères dont chacun est remplacé, chez d'autres individus de la même espèce, par le caractère opposé : celui de ne croître que jusqu'à une petite taille, de ne pas produire de pigments anthocyaniques, de présenter des organes glabres ou inermes, de former des graines rugueuses ; on dira que de tels caractères sont *antagonistes*, *oppositifs* ou *allélomorphes*. Par contre, la plupart des nombreux caractères qui distinguent les espèces, celui, par exemple, de présenter des feuilles pennées à une seule paire de folioles, de posséder un rhizome ou un bulbe, une capsule ovoïde, globuleuse ou pyramidale, ne comportent pas de contraire : une feuille à quatre ou à six paires de folioles n'est pas le contraire d'une feuille à deux folioles, et un bulbe n'est pas le contraire d'un rhizome ; de tels caractères sont dits *inoppositifs*. Les conceptions, ainsi résumées, de DE VRIES, sont toujours d'actualité, malgré les changements apportés à certaines notions. On ne saurait plus concevoir, par exemple, les mutants trisomiques comme de véritables espèces ; le terme variété est souvent pris dans une acception différente de celle que lui donnait DE VRIES, et cette appellation sera désormais remplacée ici par celle de *forme*, proposée par DU RIETZ (1930). Mais l'essentiel n'est pas dans les mots ; il est dans le fait que les caractères en jeu dans les lois de MENDEL (caractères « mendéliens ») répondent toujours à la définition donnée par DE VRIES. GRÉGOIRE, auquel on doit les termes oppositifs et inoppositifs (1928), et BLARINGHEM (1928) ont confirmé les distinctions établies par le savant hollandais : « tout le secret de la conception mendélienne, écrit BLARINGHEM, consiste dans le choix heureux des couples de caractères correspondants et indépendants chez les parents » ; car cette indépendance est également une des conditions à laquelle doit répondre tout caractère mendélien : « les formules de la ségrégation mendélienne, écrit encore BLARINGHEM, ne sont valables et vérifiées que pour les caractères totalement indépendants, rejetés en quelque manière hors de tout ce qui constitue la matière vivante, l'essence même de l'espèce ».

Les faits d'augmentation ou de diminution de la quantité de chromatine, envisagés dans les paragraphes précédents, tendent à prouver l'influence du noyau sur l'apparition d'individus répondant à des types morphologiques nouveaux ; dans les pages suivantes, on montrera que l'étude des croisements entre plantes appartenant à deux variétés d'une même espèce, c'est-à-dire différant exclusivement par un ou plusieurs couples de caractères antagonistes, conduit à la découverte de faits qui traduisent d'une manière autre, mais non moins suggestive, l'influence du noyau sur la morphogenèse.

Des croisements entre plantes différant par un ou plusieurs couples de caractères allélomorphes résultent des hybrides dont l'aspect est, parfois, intermédiaire entre ceux du père et de la mère ; ainsi, du croisement entre

une Belle de Nuit (*Mirabilis Jalapa*), à fleurs colorées en rouge par de l'anthocyane et une Belle de Nuit à fleurs blanches, c'est-à-dire sans pigment résultent des hybrides à fleurs roses, dont les pétales renferment environ deux fois moins de pigment que ceux du parent coloré. Plus souvent, l'hybride offre strictement les particularités distinctives d'un seul parent : des *Datura Stramonium* à fleurs violacées et à capsules épineuses, croisés avec des *D. Stramonium* à fleurs sans pigment et à fruits sans épines, produisent, à la première génération, des individus présentant exclusivement des fleurs violacées et des capsules épineuses ; mais les caractères de l'autre parent ne sont alors que dominés : ils existent dans l'hybride à l'état latent, en puissance, car ils réapparaîtront aux générations suivantes ; les caractères ainsi dominés sont appelés *récessifs*.

Quelle que soit, en effet, l'apparence ou phénotype, de ces hybrides, leurs descendants ne leur sont pas tous identiques ; Ch. Naudin a montré, en 1863, qu'un certain nombre d'entre ceux-ci réalisent à nouveau les caractères de l'un ou de l'autre de leurs grands-parents. Les proportions respectives des descendants qui restent hybrides et de ceux qui font retour aux types originels ne sont pas quelconques, mais bien définies et constantes, ainsi que Gregor Mendel a été le premier à le reconnaître avec précision, en 1865. Les lois de Mendel sont trop connues pour qu'il soit utile de décrire ici, en détail, les phénomènes auxquels elles donnent lieu ; on en trouvera l'exposé dans tous les ouvrages classiques. Il suffira de rappeler à leur sujet, quelques données générales.

La ségrégation mendélienne typique. — La descendance des hybrides résultant du croisement entre variétés différant par un couple de caractères antagonistes, comprend régulièrement, à toutes les générations, 50 % d'hybrides comme eux, 25 % d'individus stables ayant fait retour au type de l'un des parents originels et 25 % de plantes, également stables, reproduisant le type de l'autre parent. Il faut bien remarquer que cette proportion 2 — 1 — 1 exprime une loi statistique, résultant d'un recensement d'individus très nombreux ; on peut en déduire quelle est la probabilité pour qu'une graine formée par un hybride se développe en un individu présentant tel ou tel type ; la probabilité pour que l'individu soit hybride, donc semblable à ses parents, est de un demi, pour qu'il soit, au contraire, identique à l'un ou à l'autre des grands-parents, d'un quart seulement. De même, un joueur à pile ou face a 50 chances % d'amener, en deux parties, pile, puis face, ou inversement, et 25 chances % seulement de jouer deux fois pile ou deux fois face. Le couple de caractères allélomorphes se comporte donc comme un couple d'éléments indépendants, présents côte à côte chez les hybrides, et dont la réunion ou la séparation, chez les descendants de ceux-ci, est laissée au hasard ; la seule manière d'expliquer ces phénomènes est d'admettre, comme le faisait déjà Naudin, que les *caractères-unités*, réunis dans l'hybride, ne le sont plus dans les cellules sexuelles de ce dernier, ayant été disjoints au hasard avant la formation,

de celles-ci ; on peut ainsi prévoir que deux sortes de gamètes sont possibles : les uns possèdent un des caractères-unités, les autres le caractère antagoniste ; ces deux sortes de gamètes, se fécondant mutuellement, donnent naissance à quatre sortes d'œufs, dont deux sont équivalentes, ce que l'expérience vérifie.

La descendance de beaucoup d'hybrides différant par deux ou plusieurs couples de caractères allélomorphes est exactement conforme à la même loi ; en admettant que chaque paire de caractères est disjointe indépendamment avant la formation des gamètes, que les éléments ainsi séparés sont réunis ensuite l'un à l'autre, au hasard, dans l'œuf, on peut, par un calcul de probabilités, prévoir les divers types auxquels répondront les descendants des hybrides et leur proportion. Ce calcul conduit à admettre qu'un hybride issu de parents différant par n couples de caractères oppositifs, doit former $2n$ catégories distinctes de gamètes ; et les divers types d'œufs, donc d'individus, auxquels ces gamètes peuvent donner naissance par fécondation réciproque doivent être alors au nombre de $(2n)^2$. Or, compte tenu de la dominance de certains caractères sur leur antagoniste, les résultats expérimentaux sont toujours conformes aux calculs. Chez *D. Stramonium*, par exemple, on peut désigner les deux couples de caractères allélomorphes respectivement par les lettres P*p* (P = Pigmenté, dominant : *p* = sans pigment, dominé) et E*e* (E = Epineux, dominant ; *e* = sans épines, dominé) ; les parents originels possèdent, l'un les caractères PE (parents à fleurs pigmentées et à capsules épineuses) et l'autre des caractères *pe* (parents à fleurs blanches et à capsules lisses) ; l'hybride double a, dès lors pour formule : P*Epe* ; ses cellules sexuelles mâles ou femelles peuvent donc être de quatre sortes : PE ; P*e* ; *p*E ; *pe* ; et ses gamètes se fécondant entre eux, doivent donner naissance à 16 combinaisons différentes :

PE + PE ;	PE + P*e* ;	PE + *p*E ;	PE + *pe*
P*e* + PE ;	P*e* + P*e* ;	P*e* + *p*E ;	P*e* + *pe*
*p*E + PE ;	*p*E + P*e* ;	*p*E + *p*E ;	*p*E + *pe*
pe + PE ;	*pe* + P*e* ;	*pe* + *p*E ;	*pe* + *pe*

Les combinaisons soulignées d'un trait unique, répondant chacune à 1/16 de la descendance, caractérisent des plantes définitivement revenues aux types primitifs ; les binômes non soulignés, correspondant aux 8/16 de la descendance, désignent des hybrides diversement constitués, mais dont tous présentent, par suite du jeu des dominances, des fleurs violacées et des capsules épineuses ; enfin, les combinaisons soulignées d'un double trait ou d'une ligne de points, indiquent des types nouveaux ; 3/16 de plantes à fleurs pigmentées et à capsules lisses et 3/16 d'individus à fleurs blanches et à capsules hérissées d'aiguillons ; en tout, quatre types morphologiques différents, puisque les formes pures PE + PE sont, comme les 8/16 d'hybrides, à fleurs violacées et à capsules épineuses.

Tels sont les résultats théoriques, conformes à la formule $(2n)^2$, DE VRIES, qui a réalisé ce croisement de deux variétés de *Datura*, a recensé, dans une

population de 250 descendants d'hybrides de première génération, 128 individus à fleurs violacées et à épines, 47 individus à fleurs violacées sans épines, 54 à fleurs blanches et avec épines, 21 à fleurs blanches et sans épines : ce sont bien les proportions, prévues par le calcul, des quatre types morphologiques possibles ; la comparaison entre les proportions directement observées et les pourcentages calculés s'établit, en effet, de la manière suivante :

128 plantes à fleurs violacées, avec épines = 51 % ; théoriquement = 56,25 %
47 plantes à fleurs violacées, sans épines = 19 % ; théoriquement = 18,75 %
54 plantes à fleurs blanches avec épines = 22 % ; théoriquement = 18,75 %
28 plantes à fleurs blanches sans épines = 8 % ; théoriquement = 6,25 %

La concordance est manifeste, surtout si l'on considère qu'un calcul de probabilités portant sur 250 cas seulement ne peut comporter une grande certitude.

Ces faits ont été connus longtemps avant d'être expliqués : Naudin, Mendel, de Vries, ont relaté de nombreux phénomènes de cet ordre, soulignant comment les « essences spécifiques » (Naudin), ou les « caractères », ou « qualités » (de Vries), « se séparent et entrent isolément dans les cellules sexuelles », sans découvrir comment de telles abstractions présentent une individualité et une autonomie dont, seules, pourraient être douées des particules matérielles. Il a fallu attendre Sutton et Boveri, au début de ce siècle, pour apercevoir que ces « caractères » sont sous la dépendance des chromosomes, c-est-à-dire de gènes (cf. p. 898, note 1), qu'à chaque couple de caractères antagonistes correspond un couple de chromosomes ou gènes homologues, et que le jeu des caryocinèses réductrices avec, à la prophase hétérotypique, la disjonction des chromosomes homologues, rend compte de la disjonction des caractères oppositifs ; de même, la réunion des chromosomes, au hasard des fécondations, rend compte des divers phénotypes observés, et de leur importance respective dans chaque générations ; certains gènes, dominés par leur antagoniste, peuvent, en effet, ne pas manifester leur présence ; ainsi le génotype, c'est-à-dire l'association de caractères, exprimés au latents, supposés provoqués par l'activité de gènes, n'est pas complètement traduit par le phénotype de l'individu. Les phénomènes de mendélisme appaissent, dès lors, comme l'expression, la traduction, des processus chronosomiques. Ces notions méritent d'être commentées ; mais il faut, auparavant, signaler l'existence de faits qui concordent mal, en apparence, avec les précédents ; on connaît, en effet, des hybrides, obtenus par croisements entre plantes de même espèce, différant par deux ou plusieurs couples de caractères allélomorphes, et dont la descendance n'est pas celle que l'on aurait prévue en appliquant la formule $(2n)^2$.

Les liaisons entre caractères (1). — Lorsqu'on croise, comme l'ont fait Ph. de Vilmorin et Bateson, des Pois dont les graines sont lisses et les

1. « Koppelung » des allemands ; « linkage » des anglo-saxons.

feuilles terminées par trois paires de vrilles avec des Pois de même espèce, mais dont les graines sont ridées et les feuilles dépourvues de vrilles, chacune de celles-ci étant remplacée par une foliole, on obtient des hybrides exclusivement semblables à l'un des parents : à feuilles pourvues de vrilles. Ces hybrides mûrissent deux sortes de graines : les unes lisses, les autres ridées. Or, dans la très grande majorité des cas, les graines lisses germent en plantes à feuilles pourvues de vrilles, plantes qui formeront à leur tour, des graines lisses ; des graines ridées, sortent des Pois à feuilles sans vrilles, et dont les gousses ne contiendront que des graines ridées. Les graines lisses donnant naissance à des pois sans vrilles, ou les graines ridées germant en plantes avec vrilles, sont extrêmement peu nombreuses: sur 322 graines sans rides, par exemple, 3 seulement sont l'origine d'individus sans vrilles, et, sur 127 graines ridées, on n'en a trouvé que 4 contenant le germe de Pois sans vrilles. On aperçoit immédiatement combien la descendance de ces hybrides de Pois diffère de celle des hybrides de *Datura*; dans le cas des *Datura* les individus reproduisant le type du parent qui présente les caractères dominants sont, par rapport aux individus ayant fait retour au type du parent qui offrent les caractères dominés dans la proportion de 9 à 1 ; dans le cas des Pois, ils sont dans la proportion de 2,5 à 1. D'autre part, dans la descendance des hybrides de *Datura*, on trouve, pour 100 plantes revenues au type du parent à caractères dominants, 30 individus environ qui réalisent l'une des deux combinaisons nouvelles possibles des caractères allélomorphes, et un même nombre l'autre combinaison ; dans le cas du Pois, les individus de type nouveau sont en proportion beaucoup moindre : de 1 à 5, au plus, de chaque sorte, pour 100 plantes ayant fait retour au type du parent à caractères dominants.

Les cas de ce genre sont assez nombreux. Toujours, les plantes revenues au type du parent dont les caractères dominent, sont plus nombreux que ceux reproduisant le type du parent dont les caractères sont dominés, et les proportions des uns et des autres sont partout à peu près du même ordre. Par contre, les proportions des rares individus qui réalisent l'une ou l'autre des nouvelles combinaisons possibles des caractères antagonistes sont loin d'être partout les mêmes. Ainsi, dans les croisements, effectués par Gregory, entre Primevères de Chine (*Primula sinensis*) à fleurs rouges et à ovaire surmonté d'un long style et les individus différant des précédents par la teinte « Magenta » de leurs fleurs et par un style court, les proportions des divers individus de deuxième génération sont de 13-1-1-7, c'est-à-dire que les plantes réalisent un type nouveau (fleurs « Magenta »-long style, ou fleurs rouges-court style) sont beaucoup plus nombreuses, relativement, que dans la descendance des hybrides de Pois, tout en restant beaucoup moins nombreuses que dans celle des hybrides de *Datura*.

Le fait saillant, dans ces phénomènes d'hybridation, est le suivant : par les proportions d'individus ayant, dès la seconde génération, fait retour au type de chacun des parents, ces croisements ressemblent bien plus à ceux entre plantes ne différant que par un seul couple de caractères allélomorphes

qu'à ceux entre variétés distinctes par deux couples de caractères ; ainsi, dans le cas des Pois de VILMORIN, le chiffre des individus reproduisant, à la deuxième génération, le type du parent à caractères dominants est deux fois et demi plus élevé que celui des individus identiques au parent à caractères dominés ; c'est presque la proportion même suivant laquelle sont répartis les descendants des hybrides de variétés différant par un couple de caractères dont l'un domine son antagoniste. Les caractères se comportent donc comme s'ils étaient non pas indépendants l'un de l'autre, mais, au contraire, *mutuellement liés* : les caractères « présence de vrilles » ou « fleurs Magenta », sont, en effet, très difficilement séparables, puisque très rarement séparés, des caractères « graines lisses » ou « style court » ; et leurs antagonistes sont, de même, très nettement liés l'un à l'autre. Mais l'association entre ces caractères n'est cependant pas absolue, puisque ceux-ci se trouvent, dans quelques cas, combinés d'une manière nouvelle ; il semble qu'un échange mutuel, entre les caractères ordinairement unis, intervienne avec une fréquence propre à chaque hybride, au moment de la formation des gamètes.

On a donné une explication satisfaisante de tous ces faits en admettant que les caractères liés se développent sous l'influence de deux parties différentes, de deux *gènes*, d'un même chromosome ; on comprend ainsi les analogies entre les croisements mettant en jeu de tels caractères et ceux entre variétés différant exclusivement par un détail unique dont est responsable un seul chromosome. Quant aux quelques individus de type nouveau, il suffit pour rendre compte de leur apparition, de remonter à la formation des gamétophytes, dont ces gamètes, de l'hybride. A la prophase hétérotypique, les deux chromosomes homologues responsables du développement des caractères en question se sont unis plus ou moins intimement Dans la plupart des cas, l'association n'a pas été très étroite : à la fin de la prophase, les chromosomes se sont séparés tels qu'ils étaient à toutes les mitoses précédentes, les caractères à l'acquisition desquels ils président restent donc liés l'un à l'autre comme auparavant. Dans quelques cas, au contraire, l'association a été très intime ; les deux chromosomes homologues se sont soudés en certains points et ont constitué un disome ; à la fin de la prophase, cet élément se divise ; mais les deux chromosomes résultant de cette dissociation ne sont plus identiques aux chromosomes primitifs : la partie A qui commande au développement de tel caractère, reste adhérente à la partie *b* qui, précédemment, appartenait à l'autre chromosome, et le tronçon *a* adhérent au tronçon B. Cet échange de substances entre chromosomes homologues, échange dont les cytologistes ont cru pouvoir reconnaître, dans certains cas, la réalité (cf. pp. 803 et suiv.), peut être exprimé dans la morphologie externe de l'individu : il suffit que, par hasard, deux gamètes de sexe opposé, possédant chacun le même chromosome de type nouveau, soient mis en présence ; de cette fécondation naît une plante dont un des caractères est associé, non plus à celui auquel il était lié à toutes les générations précédentes, mais à l'allélomorphe de ce dernier.

Les phénomènes de liaison signalés par DE VILMORIN et BATESON, ou par GREGORY, portent sur deux caractères. Mais ce ne sont là, sans doute, que

des cas très incomplètement connus. Chez les formes dont le patrimoine héréditaire a été l'objet d'une analyse approfondie, les caractères mendéliens se révèlent toujours nombreux ; on peut alors les répartir en *groupes* ou *complexes* : les caractères d'un même complexe sont mutuellement liés ; les caractères de deux complexes différents sont indépendants. Chez *Lathyrus odoratus*, par exemple, PUNNETT a distingué 19 caractères répartis en sept groupes : un groupe de 5 caractères, quatre groupes de 3 caractères chacun, enfin deux caractères isolés et indépendants (1927) ; or, il est intéressant de remarquer que *Lathyrus odoratus* compte précisément sept couples de chromosomes ($2n = 14$). Mais les phénomènes de liaison ont été surtout étudiés chez des objets animaux ; ils présentent, notamment, une extrême importance chez les *Drosophila*, Diptères dont les travaux de MORGAN et de ses collaborateurs : BRIDGES, STURTEVANT, MULLER, METZ, LANCEFIELD, etc... ont révélé l'extrême intérêt à ce point de vue. Chez *D. Willistoni*, METZ a distingué 39 caractères répartis en trois groupes ou complexes ; or, cette mouche possède trois couples de chromosomes ($2n = 6$) ; — chez *D. obscura*, LANCEFIELD discerne 40 caractères répartis en cinq groupes ; or, dans cette espèce, le nombre des chromosomes ($2n$) est de 10 (cinq paires chromosomiques) ; — chez *D. virilis*, même coïncidence entre le nombre des complexes, parmi lesquels sont répartis les 41 caractères jusqu'à présent aperçus, et le nombre de couples chromosomiques : ce nombre est de 6 ($2n = 12$). Mais c'est chez *D. melanogaster* (= *D. ampelophila*) que les résultats les plus remarquables ont été obtenus ; on a distingué, dans cette espèce, par une analyse extrêmement poussée, quatre groupes de caractères : trois groupes importants de 150, 130 et 120 caractères environ, respectivement, et un quatrième groupe de 5 caractères. Or, ces mouches possèdent quatre paires de chromosomes : deux paires de chromosomes longs, une paire de chromosomes moyennement longs et une paire de petits chromosomes granuleux. Le fait que la liaison entre caractères devient manifeste lorsque le nombre de ceux-ci excède celui des chromosomes, la coïncidence entre le nombre des groupes de caractères et celui des paires chromosomiques et, même, entre le nombre des caractères compris dans chaque groupe et la longueur des chromosomes, méritent d'être soulignés : ils constituent, en effet, de puissants arguments en faveur de la notion d'un rôle morphogène des chromosomes. Enfin, à chaque caractère d'un complexe peut correspondre un caractère oppositif, dominant ou récessif ; un complexe peut donc, par suite du hasard d'une fécondation, se trouver en présence d'un complexe oppositif ; lors de la méiose de l'hybride ainsi constitué, la disjonction se produira le plus souvent en bloc ; mais des échanges mutuels, traduits par le phénotype nouveau de certains individus de la seconde génération, pourront aussi intervenir entre les complexes, et l'on admet que ce phénomène morphologique dépend d'échanges matériels entre les chromosomes homologues correspondant aux complexes allélomorphes. Si ces complexes comprennent de nombreux caractères, ces échanges seront très variés ; on doit à MORGAN et à ses collaborateurs une pénétrante analyse des phénomènes de cet ordre chez *D. melanogaster* ; sans entrer dans le

détail de leurs observations, on indiquera que, d'après la fréquence de tel ou tel type d'échange, ils ont cru pouvoir établir une véritable carte des chromosomes de la Drosophile, indiquant, dans chacun d'eux, le point responsable de l'apparition de tel caractère. On ne saurait évidemment méconnaître tout ce que présentent encore d'hypothétique des précisions de cet ordre (1).

On terminera cet exposé, schématique et bref à l'excès, des faits de mendélisme, en dégageant leur signification. Ces faits consistent essentiellement dans le jeu des caractères allélomorphes, isolés ou groupés, qui se comportent comme de véritables unités matérielles, au cours des générations successives dont est constitué la descendance d'un hybride. A une époque où l'existence des chromosomes n'était même pas soupçonnée, Naudin admettait que ces faits impliquent « la disjonction des deux essences spécifiques dans le pollen et dans l'ovule des hybrides » ; il est manifeste, en effet, que chaque cellule sexuelle de l'hybride ne renferme qu'un seul des deux caractères allélomorphes, l'un ou l'autre suivant les hasards de cette « disjonction » ; chez les descendants, les caractères antagonistes se trouvent à nouveau réunis, ou au contraire, définitivement isolés, suivant que les hasards des fécondations ont mis en présence deux gamètes possédant des caractères différents ou, au contraire, deux gamètes renfermant le même « caractère ».

Il suffit de remplacer les mots « caractère », ou « complexe de caractères », par celui de « chromosome », et le terme « allélomorphe » par celui « d'homologue », pour comprendre tous les phénomènes mendéliens. Certains « caractères », ou « groupes de caractères », se développent, comme l'ont montré déjà les faits relatés précédemment sous l'influence d'un couple déterminé de chromosomes ; en règle générale, les deux éléments de chaque couple fonctionnent de manière identique : c'est le cas des plantes appartenant à des lignées pures ; mais il suffit de supposer que l'un des éléments du couple ait subi certaines altérations pour comprendre que son fonctionnement ait pu être modifié : un chromosome d'une paire peut ainsi ne plus être apte à permettre le développement de tel carac-

1. Il est intéressant d'indiquer que, chez la Drosophile, les gamètes susceptibles d'apporter un nouveau groupement de caractères sont exclusivement les œufs : les échanges de caractères se produisent donc exclusivement au cours de l'ovogenèse et non au cours de la spermatogenèse. On devait, dès lors, supposer que, si ces échanges de caractères traduisaient des échanges matériels entre chromosomes, l'étude comparée de la méiose chez les mâles et les femelles de Drosophile conduirait à des résultats intéressants. Or cette étude a été faite par Guyenot et Naville (1928) et a donné des résultats décevants : la prophase hétérotypique présente les mêmes caractères au cours de l'ovogenèse et de la spermatogenèse, et les chromosomes ne s'y apparient pas intimement ; ils ne s'enroulent nullement l'un autour de l'autre, comme on aurait pu s'y attendre, et peu d'objets paraissent moins favorables à la mise en évidence des phénomènes d'échanges interchromosomiens. Par contre, de tels enroulements existent au cours de toutes les mitoses somatiques de la Drosophile, ce qui est un fait exceptionnel et, jusqu'à nouvel ordre, incompréhensible. Une discordance aussi marquée entre des faits génétiques et les processus cytologiques desquels ils paraissaient dépendre est rare et, peut-être, une étude plus complète de l'ovogenèse des Drosophiles résoudra-t-elle l'énigme. En attendant, un tel désacord doit inciter à la prudence dans les interprétations.

tère (1). Peu importe, d'ailleurs, l'explication que l'on donne de ces différences fonctionnelles ; l'essentiel est que, dans les faits de mendélisme, certains caractères morphologiques, formant toujours un couple, offrent un jeu identique à celui des éléments homologues constituant les diverses paires de chromosomes ; toutes conditions étant égales, la réalisation ou l'absence de tel détail morphologique dépend exclusivement de la présence ou de l'absence de tel chromosome, suivant les hasards des réductions chromatiques et des fécondations. En outre, les faits de mendélisme confirment et illustrent, d'une manière particulièrement nette, la notion de l'hétérogénéité fonctionnelle des stocks de chromosomes, et les faits de liaison entre caractères paraissent impliquer l'hétérogénéité de chaque chromosome en particulier.

La ségrégation mendélienne chez les haplontes. — Ces principes énoncés par Naudin et Mendel sont basés sur des phénomènes observés dans des sporophytes, c'est-à-dire sur un jeu de caractères présentés par des appareils végétatifs à noyaux diploïdes. Or, on a pensé, à juste titre, qu'il serait intéressant d'étudier les effets des croisements sur la morphologie des gamétophytes, c'est-à-dire d'appareils végétatifs formés de cellules à noyaux ne comprenant que *n* chromosomes.

Cette étude ne peut que fournir une mise à l'épreuve intéressante de la théorie chromosomique du mendélisme. En effet, si le jeu mendélien est basé sur celui des chromosomes, il devra différer selon que l'on envisage ses manifestations chez des diplontes ou chez des haplontes. On doit s'attendre, en effet, à ce que, chez les haplontes, les deux caractères allélomorphes du gamétophyte introduits, par croisement, dans un zygote, soient dissociés. dans la génération suivante de gamétophytes, dans la proportion 1/1, Dans l'haplonte, en effet, aucun phénomène de dominance ne peut se produire, puisqu'un seul chromosome d'une paire donnée se trouve présent. D'où l'apparition d'un caractère de l'un des parents, à l'exclusion du caractère antagoniste, ne peut pas signifier, chez les haplontes, que ce dernier est dominé par le premier. Tout caractère, qu'il soit dominant ou récessif par rapport à son antagoniste, doit toujours produire son plein effet : chez les haplontes, phénotype et génotype correspondent. Il est facile de montrer que deux paires de caractères doivent ici donner nais-

1. On peut obtenir expérimentalement de telles modifications au moyen d'agents externes. Goodspeed et Muller ont été les premiers à provoquer, par l'action des rayons X, celui-ci chez les Drosophiles, celui-là chez *Nicotiana Tabacum*, l'apparition de caractères nouveaux, la plupart récessifs. Cette altération provoquée par les rayons X est, le plus souvent, d'ordre *qualitatif* : la substance chromosomique considérée comme responsable de la réalisation de tel caractère morphologique n'est pas visiblement modifiée. Mais l'altération peut aussi être *quantitative*, comme l'a observé Goodspeed (1930) chez des Tabacs traités par les rayons X : une partie d'un chromosome est détruite et, chez les descendants homozygotes pour ce chromosome amputé, un caractère — la teinte carminée des fleurs — ne peut se développer : les fleurs de ces plantes sont roses ; le caractère « fleurs roses », dépendant du chromosome incomplet, et son allélomorphe « fleurs carminées » dépendant d'un chromosome de même nature, mais demeuré intact, paraissent se comporter, dans tous les croisements, suivant le jeu mendélien typique. Le radium et, même, la température (action d'une température de 37° sur des œufs de Drosophiles ; Goldschmidt, 1929) sont des agents expérimentaux permettant aussi d'obtenir l'apparition de caractères mendéliens.

sance, à la première génération, à deux génotypes traduits phénotypiquement, et trois paires de caractères à huit génotypes, également traduits phénotypiquement.

Les premières expériences sur les croisements entre haplontes ont été réalisées par VON WETTSTEIN chez les Mousses. Ce savant a étudié la descendance de croisements entre gamétophytes de *Funaria* et de *Physcomitrium* différant par plusieurs couples allélomorphes ; il a reconnu que la descendance, à la première génération, est toujours composée d'une égalité de gamétophytes réalisant l'un et l'autre caractère respectivement. Par exemple, quand sont croisées deux variétés différant par la forme des feuilles, les spores formées par la capsule hybride produisent des gamétophytes des deux types distincts en nombre égal. La dimension de la spore elle-même se présente comme un caractère du gamétophyte. Quant aux caractères du sporophyte, c'est-à-dire aux caractères des capsules (forme et couleur), ils se répartissent conformément au schéma mendélien caractéristique des diplontes. VON WETTSTEIN a même pu montrer que la dissociation des caractères du gamétophyte a lieu au moment de chaque méiose : deux spores d'une tétrade produisant un gamétophyte et deux autres spores le gamétophyte présentant les caractères antagonistes.

Dans l'Hépatique *Sphaerocarpus Donnellii*, C. E. ALLEN a montré que le caractère du gamétophyte dit « *polycladous* » (disposition des rameaux en fascicules sériés) est dissocié de son allélomorphe « *typical* », suivant la proportion 1/1, dès la première génération consécutive à un croisement, et que, dans chaque tétrade, deux spores produisent le gamétophyte d'un type et deux spores le gamétophyte de type opposé. La même proportion 1/1 est celle suivant laquelle se répartissent les descendants de croisements entre la variété « *tufted* » (formes aberrantes de l'involucre) et la forme typique ; ces deux caractères sont indépendants du sexe, dont la transmission paraît, d'ailleurs, suivre les mêmes règles (cf. p. 882). Ainsi, les spores d'une même capsule formeront, l'une un gamétophyte ♂ « *tufted* », une autre un gamétophyte ♀ « *tufted* », une autre un gamétophyte ♂ « *typical* », la quatrième, enfin, un gamétophyte ♀ « *typical* ».

Un autre cas de ce genre a été étudié par PASCHER. Ce savant a croisé deux espèces de *Chlamydomonas* différant par certains caractères des cellules mobiles et des zygotes. Le zygote de l'hybride réalise une combinaison des caractères de ceux des parents, comme on pouvait s'y attendre. Des quatre zoospores naissant dans ces zygotes, deux appartiennent au type de l'un des parents, deux à l'autre type.

Chez *Spirogyra*, trois des quatre noyaux formés au moment de la méiose dégénèrent (cf. p. 817). Si tous ces quatre noyaux ont une égale chance de survie, une étude statistique montrera comment les caractères sont dissociés au moment de la méiose. Une telle étude a été faite par TRANSEAU (1919). Des hybrides entre formes variées produisent un nombre égal de descendants revenus au type de l'un et de l'autre parent, si, toutefois, une seule paire de caractères est en jeu. Si deux paires de caractères sont en jeu, les descendants sont de quatre types et si trois paires de caractères interviennent,

les descendants sont de huit types différents. Ces résultats sont en accord avec ce que l'on pouvait attendre sur la base d'un jeu indépendant des caractères et d'une chance égale de survie pour chacun des quatre noyaux.

Enfin, la descendance des caractères simples dans les grains de pollen des Angiospermes a été étudiée en connexion avec ce problème. Puisque les grains de pollen appartiennent à la phase haploïde du cycle vital, le descendant de deux parents se distinguant par les caractères du pollen doit produire un nombre égal de grains de pollen appartenant à l'un et à l'autre type. C'est, en effet, ce qu'a constaté Belling chez *Stizolobium*.

Les observations ainsi relatées sur les caractères des descendants entre hybrides d'espèces distinctes par les caractères de leur gamétophyte sont une contre-épreuve entièrement favorable des conclusions tirées de l'étude de l'hérédité mendélienne des sporophytes. La coïncidence reste parfaite à tous égards entre le jeu des chromosomes et la répartition des caractères morphologiques envisagés.

LES PHÉNOMÈNES GÉNÉTIQUES ET LE COMPORTEMENT DES CHROMOSOMES CHEZ LES OENOTHERA

Les expériences ou observations que l'on vient de relater et, notamment, les faits de mendélisme, impliquent l'existence de coïncidences entre la composition du stock chromosomique, d'une part, la réalisation d'un ou de plusieurs caractères morphologiques de l'individu, d'autre part. L'étude des comportements génétique et cytologique dans les diverses espèces du genre *Oenothera*, va maintenant révéler l'existence de coïncidences très suggestives entre un mode particulier de transmission des caractères morphologiques et un type, également spécial, de divisions réductrices. Ces coïncidences sont comparables à celles qui ont permis d'envisager les phénomènes mendéliens comme traduisant à l'œil nu le jeu des chromosomes : elles sont, toutefois, moins connues et, par conséquent, moins certaines ; cependant, leur interprétation dans le cadre des théories chromosomiques est si vraisemblable et si satisfaisante que, sans la tenir pour acquise, il est intéressant de rapporter ici les faits sur lesquels on peut la baser. On résumera d'abord les particularités génétiques des *Oenothera* ; on décrira ensuite les singularités cytologiques qui s'y superposent.

CARACTÈRES GÉNÉTIQUES DES *OENOTHERA*

L'intérêt des Oenothères, du point de vue des recherches de génétique, a été révélé par les découvertes, mentionnées plus haut, de Hugo de Vries. On connaît déjà les conclusions tirées de l'étude des formes nouvelles d'Oenothères apparues en concomitance avec un changement du nombre des chromosomes ; il n'en sera donc plus question ici, où l'on envisagera successivement le comportement génétique normal des diverses espèces

d'*Oenothera*, puis les formes nouvelles ou mutants à 14 chromosomes, c'est-à-dire nés *sans modification du nombre* de ces éléments.

Le comportement génétique normal des Oenothères.

Lorsqu'on reproduit les diverses espèces sauvages d'Oenothères, en les soumettant rigoureusement à l'autofécondation, on constate que chacune reste, comme les plantes à génotype pur, constante. Pour certaines espèces, telles qu'*Oe. franciscana*, *Oe. Hookeri*, *Oe. muricata*, cette règle ne souffre pas d'exceptions : ces Oenothères peuvent être indéfiniment cultivées sans qu'apparaissent de mutants ; pour d'autres espèces, au contraire, dont les mieux connues sont celles étudiées d'abord par DE VRIES : *Oe. suaveolens*, *Oe. biennis* et, surtout, *Oe. Lamarckiana*, la règle est moins rigoureuse ; elles manifestent, en effet, la remarquable tendance que l'on sait à la production de mutants.

Or, on a très rapidement discerné, chez beaucoup d'Oenothères, chez *Oe. muricata*, dans la première catégorie et chez toutes les espèces de la seconde catégorie, des signes indiquant que ces plantes possédaient, contrairement à ce que l'on avait d'abord pensé, un génotype mêlé.

Chez *Oe. Lamarckiana*, la moitié des graines formées par autofécondation sont stériles et chez *Oe. suaveolens*, *Oe. muricata*, *Oe. biennis*, à la stérilité de la moitié des graines s'ajoute celle de la moitié des grains de pollen, tous phénomènes que l'on savait, depuis longtemps, être présentés par beaucoup d'hybrides. L'étude de croisements divers essayés avec ces espèces apportait, dans le même sens, de nouveaux indices : en croisant *Oe. Lamarckiana* avec *Oe. Hookeri*, DE VRIES obtenait deux hybrides, les « hybrides jumeaux », respectivement désignés sous les noms de *laeta* et *velutina* ; tout se passait donc comme si l'une des deux espèces ainsi croisées possédait des gamètes de deux sortes, c'est-à-dire se comportait comme un monohybride, l'autre des gamètes d'une seule catégorie ; or, il était difficile de considérer *Oe. Hookeri*, plante très stable, formant des grains de pollen à peu près exclusivement fertiles et, autofécondée, des graines presque toutes embryonnées, comme le partenaire hybride ; ce dernier devait être *Oe. Lamarckiana*, conclusion dont les expériences génétiques les plus diverses ont ensuite démontré la justesse. La même conclusion a été étendue à *Oe. biennis*, *Oe. muricata*, *Oe. suaveolens*, *Oe. cruciata* et *Oe. strigosa* : toutes ces plantes se comportent, dans les croisements, comme des monohybrides, c'est-à-dire des hybrides entre parents différant par un seul caractère. *Oe. Hookeri* et *Oe. franciscana*, au contraire, se comportent comme des espèces pures.

Si les Oenothères du type *Lamarckiana* se comportent comme des monohybrides, en ce sens qu'elles produisent deux catégories seulement de gamètes, elles en diffèrent grandement par le nombre des caractères réunis dans chacune d'elles ; le croisement *Lamarckiana* × *Hookeri* permet, par exemple, de séparer ces caractères mêlés dans l'Oenothère de Lamarck : les uns passent dans le descendant *laeta*, les autres dans *velutina* ; or,

ces deux plantes diffèrent par *tout un ensemble de caractères*, portant sur la dimension et la forme des divers organes, leur pigmentation, leur aspect physique, etc... *Oe. Lamarckiana* renferme donc, non pas un couple de caractères, mais *deux complexes de caractères*, chacun de ces complexes formant une unité dissociable en bloc ; cette *liaison* entre caractères rappelle nettement celle que l'on a signalée dans l'étude de certains phénomènes mendéliens (hybrides de *Primula sinensis* ; hybrides de Pois de Vilmorin ; cas de *Lathyrus odoratus*, des Drosophiles, etc...) ; mais le nombre des complexes est ici limité à deux. *Oe. suaveolens*, *Oe. muricata*, *Oe. biennis*, *Oe. cruciata* et *Oe. strigosa* se présentent, à ce point de vue comme aux autres, de la même manière qu'*Oe. Lamarckiana* : toutes se comportent comme des hétérozygotes renfermant deux complexes de facteurs, ces complexes différant, bien entendu, pour chaque espèce, par les caractères dont ils sont composés. A ces complexes, Renner, à qui l'on doit les plus pénétrantes études qui aient été poursuivies sur la génétique des *Oenothera* (1925, 1929), a réservé des noms spéciaux ; chacun de ces termes est une allusion à l'un des caractères les plus saillants du complexe qu'il désigne (le complexe *curvans* comprend le caractère « inflorescence recourbée » et le complexe *rigens* le caractère allélomorphe « inflorescence dressée ») ; ou bien il rappelle le nom de l'hybride qu'il caractérise lorsqu'il s'y trouve séparé de son partenaire après croisement avec une espèce pure (le complexe *gaudens* caractérise l'hybride *laeta* résultant du croisement *Lamarckiana* × *Hookeri* ; le complexe *velans* l'hybride *velutina* résultant du même croisement).

Les nombreux croisements auxquels ont participé les hétérozygotes à complexes ont démontré que ceux-ci, réunis dans les cellules somatiques, sont dissociés au moment des divisions réductrices : d'où la formation, chez *Oe. Lamarckiana*, par exemple, de deux catégories de gamètes : les gamètes « *velans* », qui possèdent en entier le complexe de ce nom, et les gamètes « *gaudens* » ; or, malgré cette nature hybride et malgré l'existence de deux catégories de grains de pollen, le nombre des combinaisons réalisées dans la descendance de l'Oenothère de Lamarck, n'est pas de quatre, comme dans la descendance des monohybrides, mais d'une, comme dans la descendance des êtres à un seul type de gamètes : autofécondée, *Oe. Lamarckiana*, ainsi qu'on l'a indiqué plus haut, est, en effet, sous réserve de l'apparition des mutants, phénomène assez rare, parfaitement constant. La seule interprétation possible de ce fait est que les œufs homozygotes, c'est-à-dire formés par la réunion de deux gamètes ayant apporté le même complexe (œufs *gaudens* + *gaudens* ou *velans* + *velans*) ne sont pas viables ; d'où la moitié des graines vides constatée chez l'Oenothère de Lamarck.

Mais toutes les Oenothères hétérozygotes ne forment pas les deux catégories de gamètes dans chaque sexe ; toutes ne sont pas, comme *Oe. Lamarckiana*, *isogames*, au sens attaché à ce mot par de Vries. D'autres Onagres hétérozygotes, appelées, par de Vries, *semi-hétérogames*, forment les deux catégories de gamètes ♀ et une seule catégorie de gamètes ♂ ; est seul viable l'œuf résultant de l'union d'un spermatozoïde contenant l'un des

complexes avec une oosphère contenant l'autre complexe ; tel est le cas d'*Oe. suaveolens*. Enfin, les Oenothères hétérogames ne forment qu'une seule catégorie de gamétophytes, donc de gamètes ♂ contenant l'un des complexes et une seule catégorie de gamétophytes ♀ contenant l'autre complexe : l'unicité des œufs est ainsi assurée dès avant la fécondation. Par ces divers mécanismes très remarquables, toutes les Oenothères du type *Lamarckiana* assurent leurs constance malgré leur constitution hybride. Le tableau suivant indique, pour quelques espèces d'Oenothères hétérozygotes, la nomenclature de leurs complexes et la manière dont ils sont répartis dans les gamètes.

Isogames :		
Oe. grandiflora DE VRIES	♀ *acuens, truncans*	♂ *acuens, truncans*
Oe. Lamarckiana DE VRIES ...	♀ *velans, gaudens*	♂ *velans, gaudens.*
Semi-hétérogame :		
Oe. suaveolens	♀ *flavens, albicans*	♂ *flavens.*
Hétérogames :		
Oe. biennis L.....	♀ *albicans*	♂ *rubens.*
Oe. muricata	♀ *rigens*	♂ *curvans.*
Oe. cruciata	♀ *pingens*	♂ *flectens.*
Oe. strigosa	♀ *deprimens*	♂ *stringens.*

Dans les espèces sauvages, ces complexes sont remarquablement fixes : les caractères dont ils sont composés sont à peu près inséparables ; il est extrêmement rare qu'un caractère appartenant à l'un des deux complexes normalement réunis soit échangé avec un caractère de l'autre ; seul, le caractère de la dimension des fleurs s'est révélé très facilement interchangeable.

De telles conclusions n'ont pu être émises qu'après la réalisation d'un très grand nombre de croisements, dont les résultats étaient ensuite analysés et comparés. Certains de ces croisements ont, en outre, permis de découvrir toute une série de faits intéressants concernant le comportement réciproque de deux complexes anormalement réunis. Certains complexes tels le complexe *albicans* de *suaveolens* et de *biennis* paraissent n'être jamais dissociables, quel que soit l'autre complexe auquel ils sont opposés par croisement ; dans le croisement *Oe. suaveolens* × *Oe. Lamarckiana*, aux deux combinaisons *albicans-velans*, ou *albicans-gaudens* correspondent les hybrides (*albivelutina* et *albilaeta*) qui forment strictement deux types de gamètes, les uns *albicans*, les autres *velans* ou *gaudens*. Il en va parfois différemment pour d'autres complexes, tel *flavens* en présence d'*albicans* chez *Oe. suaveolens* ; dans le même croisement *Oe. suaveolens* × *Oe. Lamarckiana*, à la combinaison *velans-flavens* correspond un hybride, *flavivelutina*, qui forme plus de deux sortes de gamètes : il semble que les complexes se soient fragmentés, car certains caractères (trois au moins) ne sont plus

liés à l'ensemble des autres, mais *transmis indépendamment*. De même, parmi les produits du croisement *Oe. suaveolens* × *Oe. strigosa*, ceux qui possèdent la combinaison *albicans-stringens* forment exclusivement, par dissociation en bloc de ces deux complexes, des gamètes de deux sortes ; ceux, au contraire, qui répondent à la combinaison *flavens-stringens* se comportent tout différemment : quatre facteurs au moins sont dissociés indépendamment de leurs gamètes. Les faits de cet ordre sont nombreux et, sans vouloir en donner un relevé complet, il est utile d'en indiquer encore un dernier exemple. Ainsi, le cas du croisement *Oe. grandiflora* × *Oe. Hookeri*, réalisé par Œhlkers, est particulièrement intéressant ; comme dans le croisement *Oe. Lamarckiana* × *Oe. Hookeri*, on obtient deux sortes d'hybrides : les uns contiennent, en face des caractères provenant d'*Hookeri*, ceux provenant du complexe *acuens* de *grandiflora*, les autres, en face des mêmes caractères de *Hookeri*, espèce homozygote, ceux provenant du complexe *truncans* ; or, la descendance de ces deux types d'hybrides sera très différente ; l'hybride *truncans* × *Hookeri* forme deux sortes exclusives de gamètes, dans la moitié desquels passe soit le complexe *truncans* tout entier, soit l'ensemble des caractères issus d'*Hookeri* ; dans l'hybride *acuens* × *Hookeri* au contraire, les gamètes sont de multiples sortes ; les caractères « feuilles tachées », « dimensions des fleurs », « dimension des feuilles », « forme des feuilles », normalement liés ensemble dans le complexe *acuens*, sont *dissociés indépendamment* suivant des proportions qui, d'ailleurs, ne sont pas strictement mendéliennes.

Les mutants à 14 chromosomes.

Les mutants d'Oenothères à 14 chromosomes, sont assez nombreux ; ils diffèrent de l'espèce de laquelle ils dérivent, soit par un seul caractère, soit simultanément par plusieurs caractères ; parmi les mieux connus, il faut citer *Oe. nanella*, mutation naine d'*Oe. Lamarckiana* et d'*Oe. biennis* ; *Oe. rubrinervis*, mutation à nervures rouges et *Oe. rubricalyx*, mutation à calice rouge, tous deux dérivés de *Oe. Lamarckiana* ; *Oe. sulfurea*, mutation à fleurs jaune soufre de *Oe. biennis* et *Oe. suaveolens* ; enfin, *Oe. blandina* et *deserens*, dérivées toutes deux d'*Oe. Lamarckiana* et remarquables par leur fertilité totale et l'indépendance complète de leurs caractères : à ce point de vue, ces deux mutants se rapprochent d'*Oe. Hookeri* et d'*Oe. franciscana*.

Des recherches de généticiens : de Vries, Renner, Œhlkers, il semble que l'on puisse, dès maintenant, dégager une théorie générale de la genèse de ces mutants. La mutation est le résultat *d'échanges exceptionnels entre les complexes*, échanges portant sur ou un plusieurs caractères ; l'apparition du mutant traduit l'union d'un complexe ainsi modifié avec un complexe antagoniste normal ou lui-même plus ou moins modifié.

La genèse du mutant *nanella*, par exemple, a reçu l'explication suivante : dans les conditions normales, les complexes *velans* d'*Oe. Lamarckiana* et *albicans* d'*Oe. biennis* contiennent le facteur déterminant la dimension nor-

male de la plante ; ce facteur est dominant (facteur N) ; au contraire, les complexes *gaudens* et *rubens* contiennent un facteur antagoniste, *n*, récessif, déterminant le nanisme ; dans les conditions normales, les combinaisons *gaudens-velans* ou *albicans-rubens* sont donc hérétozygotes pour ce caractère : les dimensions des plantes sont également normales. Mais il suffit de supposer que les facteurs *n* et N soient échangés entre les complexes : on est conduit ainsi à envisager l'existence de gamètes *n velans* et *n albicans* ; dès lors, tout œuf résultant de l'union d'un de ces gamètes modifiés avec les gamètes normaux *n gaudens* ou *n rubens*, contiendra le facteur récessif *n* à l'état homozygote et se développera en un individu nain.

Des explications du même ordre permettent de comprendre l'apparition de tous les mutants à 14 chromosomes. Afin de mieux fixer les idées, on donnera, toutefois, un second exemple de ces interprétations, en indiquant comment les généticiens envisagent la naissance des mutants *blandina*, *latifrons* et *deserens*, formes dont le comportement génétique est le même, à tous égards, que celui d'espèces homozygotes telles qu'*Oe. Hookeri*. On admet que si les espèces sauvages d'Oenothères hétérozygotes sont maintenues dans cette condition hybride, c'est que chacun des complexes dont elles sont la réunion contient un facteur léthal qui lui est propre, facteur récessif par rapport à un antagoniste situé dans l'autre complexe ; quand deux complexes identiques sont réunis, l'action des facteurs léthals n'est plus contrebalancée et tout développement est inhibé.

Or, il est des cas où tout se passe comme si l'un des complexes cédait son facteur léthal au complexe antagoniste et recevait, en retour, le facteur allélomorphe. Les mutants à 14 chromosomes dits *semi-mutants*, dérivés d'*Oe. Lamarckiana* : *Oe. rubricalyx*, *Oe. rubrinervis* et *Oe. problandina*, par exemple, sont caractérisés comme l'a montré DE VRIES, par ce fait que, soumis à l'autofécondation, ils produisent 25 % de graines vides, 50 % de graines fertiles donnant naissance à des mutants semblables à eux-mêmes, 25 % enfin de graines fertiles donnant naissance à des mutants nouveaux, qui sont précisément les mutants homozygotes : *Oe. deserens* descend ainsi d'*Oe. rubrinervis*, *Oe. latifrons* d'*Oe. rubricalyx* et *Oe. blandina* d'*Oe. problandina*. Cette statistique peut être expliquée en admettant que le caractère commun à tous les semi-mutants est d'avoir perdu, dans un des complexes, le facteur léthal ; *Oe. rubrinervis*, par exemple, se comporte comme possédant, à côté du complexe *velans*, intact, un complexe appelé *subvelans*, qui ne serait autre que le complexe *gaudens* ayant entre autres modifications, abandonné son léthal ; soumise à l'autofécondation cette plante formera,suivant la règle de pile ou face, trois catégories d'œufs : 25 % d'œufs *velans* × *velans*, non viables ; 50 % d'œufs *subvelans* × *velans*, dont dériveront de nouveaux *rubrinervis* ; enfin 25% d'œufs *subvelans-subvelans*, dont dériveront les *Oe. deserens* homozygotes. *Oe. latifrons* possède vraisemblablement une origine analogue ; mais *Oe. blandina* paraît résulter de l'union de deux complexes *velans* ayant perdu leur léthal.

En résumé, les caractères génétiques des *Oenothera* sont essentiellement les suivants. Il faut d'abord distinguer parmi les espèces du genre, deux

catégories : des espèces homozygotes et des espèces hétérozygotes. Ces dernières sont remarquables par leur allure de monohybrides, due à une *liaison*, dans chaque espèce, de tous les caractères en deux *complexes*, très stables dans les conditions normales ; à la suite de certains croisements interspécifiques, par contre, ces complexes sont disloqués en groupements plus ou moins nombreux. Il faut souligner encore la présence, dans chaque complexe de facteurs léthals récessifs différents, présence qui a pour effet de maintenir rigoureusement la condition hétérozygote de ces Oenothères. Enfin, les espèces sauvages d'Oenothères sont susceptibles de donner naissance à des mutants à 14 chromosomes, mutants dont l'origine paraît devoir être recherchée dans des échanges de facteurs entre les deux complexes normalement en présence.

LA MÉIOSE DES OENOTHÈRES

Les singularités cytologiques pouvant être rapprochées des faits génétiques résumés dans le paragraphe précédent sont, jusqu'à présent, limitées à la méiose et, plus spécialement, à la prophase et à la métaphase hétérotypiques. La fin de la mitose hétérotypique et la mitose homéotypique paraissent se dérouler, chez toutes les Oenothères, suivant le schéma le plus général.

C'est donc exclusivement des caractères des deux premières phases de la première cinèse réductrice des *Oenothera* que l'on tentera de donner, dans les lignes suivantes, un rapide aperçu.

Les divisions réductrices ont été décrites, pour la première fois, dans le genre *Oenothera*, par Geerts chez *Oe. Lamarckiana* (1907), puis (1909), et à peu près simultanément, par R. R. Gates chez les hybrides d'*Oe. Lamarckiana* et d'*Oe. lata* (1907), chez *Oe. rubrinervis* (1908), enfin chez *Oe. gigas* (1911). Ensuite, Davis, dans une série de recherches publiées de 1909 à 1911, décrit les caractères de la méiose chez *Oe. grandiflora* Ait. (*non* de Vries), *Oe. biennis*, *Oe. Lamarckiana*, enfin, et sa mutation *gigas*.

Puis l'étude de la méiose des Oenothères est délaissée jusqu'en 1922, date à laquelle paraît la première étude de R. E. Cleland, préparée au laboratoire de Davis, sur les divisions réductrices chez *Oenothera franciscana*. Mais, de 1909 à 1922, les connaissances sur la génétique des Oenothères avaient été considérablement accrues, et la nécessité de donner aux recherches d'ordre cytologique un développement correspondant devenait évidente : aussi, de 1922 à 1929, de nombreux auteurs : Cleland, Bœdijn, Emerson, Œhlkers, Håkannson, Kihara, Valcanover, Lelivelt, Weier, s'attachèrent-ils à préciser tous les détails de la méiose des Oenothères. C'est d'après leurs travaux, et spécialement d'après ceux de Cleland, les plus importants, que sera fait l'exposé suivant.

Des travaux des premiers auteurs qui étudièrent les mitoses réductrices des Oenothères, Geerts, Gates et Davis, une première conclusion pouvait

être dégagée : du point de vue des processus de la prophase hétérotypique, les espèces d'*Oenothera* jusqu'alors examinées (*Oe. grandiflora* Ait. ; *Oe. biennis* ; *Oe. Lamarckiana* et *Oe. gigas*) pouvaient être réparties en deux groupes.

A. Chez *Oe. grandiflora* Ait., la première prophase méiotique n'offre pas de caractères très particuliers ; elle conduit à la formation de gemini parfaitement caractérisés.

B. Chez *Oe. biennis*, *Oe. Lamarckiana* et *Oe. gigas*, au contraire, la première prophase aboutit à un résultat tout à fait anormal : le peloton synizésique, formé par contraction du réseau chromatique existant à l'état quiescent, se résoud en un long filament, qui s'épaissit et, en même temps, se raccourcit ; puis ce spirème épais présente, à intervalles réguliers, des constrictions qui le transforment en une chaîne de 14 chromosomes (28 chez *Oe. gigas*) *unis par les extrémités* ; après s'être raccourcie jusqu'à ce que la longueur de chaque chromosome ne dépasse plus que de deux ou trois fois sa largeur, la chaîne se disloque : les chromosomes se séparent ; mais, au lieu de se grouper, suivant la règle générale, en gemini, *ils s'éparpillent dans la cavité nucléaire* ; le jeu mitotique les sépare en deux groupes de 7 (*Oe. biennis*, *Oe. Lamarckiana*) ou de 14 (*Oe. gigas*). De ces observations, leurs auteurs, et surtout Davis, tirèrent deux séries de conclusions. D'abord des conclusions d'ordre cytologique : la formation de la chaîne constituée par les chromosomes unis bout à bout, « end to end », leur paraissait représenter un argument irrécusable en faveur de la réalité de la métasyndèse. Ensuite des commentaires d'ordre génétique : la formation de gemini chez *Oe. grandiflora* Ait., espèce normalement fertile et très constante, l'éparpillement des chromosomes à la diacinèse, sans constitution de gemini, chez *Oe. Lamarckiana* et *Oe. biennis*, espèces peu fertiles et dont on commençait alors à soupçonner la nature hybride, étaient des coïncidences trop frappantes pour n'être pas remarquées et discutées.

Les recherches de Cleland, les plus notables de celles qui ont été jusqu'à présent poursuivies sur la méiose des *Oenothera*, ont confirmé, mais en leur apportant des compléments très importants, les résultats des observations de Davis. Cleland avait étudié, à la fin de 1929, les divisions réductrices dans les cellules-mères du pollen, non seulement chez des espèces sauvages : *Oe. franciscana*, *Oe. biennis*, *Oe. muricata*, *Oe. Lamarckiana*, mais encore chez des mutants à 14 chromosomes : *Oe. biennis sulfurea*, *Oe. rubrinervis*, *Oe. rubricalyx*, *Oe. deserens*, *Oe. blandina* et chez de nombreux hybrides. La description suivante résumera l'essentiel des résultats obtenus.

Jusqu'à la diacinèse, la méiose comporte, chez toutes les Oenothères, sensiblement les mêmes processus. Le noyau de la cellule-mère des grains de pollen possède, à l'état quiescent, un assez délicat réseau de chromatine. La prophase réductrice est inaugurée par un remaniement de ce réseau, dont les trous deviennent de plus en plus gros et les mailles, qui confluent de proche en proche, de moins en moins ténues. Ces changements se poursuivent, en s'accentuant, pendant toute la durée de la con-

traction synizésique (fig. 359), de sorte que le matériel chromatique détendu ensuite dans la cavité nucléaire offre l'aspect d'un ensemble de filaments épais, très contournés et embrouillés (fig. 425, *1*), peut-être reliés, par quelques anastomoses, en un réseau extrêmement lâche. C'est alors que se produit la « deuxième contraction », période caractérisée par une condensation de l'ensemble des éléments chromatiques — nucléole excepté — vers le centre du noyau : les gros filaments du réseau lâche perdent leurs anastomoses, se raccourcissent, s'épaississent encore et s'ordonnent en boucles divergeant autour d'un empâtement central très colorable, qui les réunit toutes (fig. 425, *2*, *3*). Ces boucles rayonnantes deviennent de

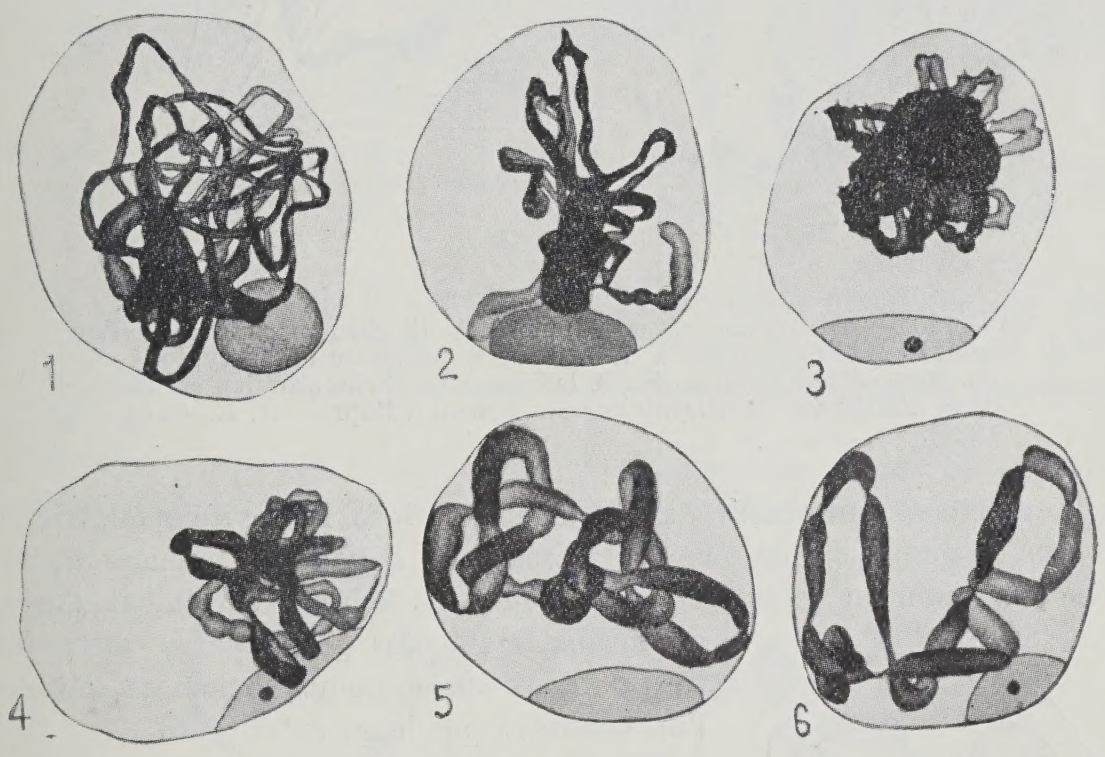


FIG. 425. — Fin de la prophase hétérotypique chez *Oenothera franciscana sulfurea*. — 1. Stade du pachynema (filament issu du peloton synizésique ; cette image fait suite à la fig. 359, page 797). — 2. Début de la seconde contraction. — 3. Point culminant de la seconde contraction. — 4. Relâchement du peloton chromatique. — 5. Le peloton apparaît marqué de constrictions nettes. — 6. Fin de la prophase : le noyau contient une chaîne fermée de 12 chromosomes et un anneau de 2 chromosomes (d'après R. E. CLELAND, 1924).

plus en plus courtes, et leurs deux branches se rapprochent. Mais l'ensemble ne tarde pas à se relâcher tandis que disparaît le grumeau central (fig. 425,*4*) ; la chromatine est alors disposée sous forme d'un gros cordon pelotonné ; en divers points de celui-ci, des constrictions ne tardent pas à apparaître, séparant des segments successifs dont chacun représente un chromosome (fig. 425, *5*). Cette file formée par les chromosomes évidemment unis au niveau de leurs extrémités (« end to end ») va se disloquer et c'est à partir de ce moment, début de la diacinèse, que les processus deviennent différents suivant les espèces, tout en étant, pour chacune d'elles, remarquablement constants.

Chez *Oe. franciscana*, les chromosomes se détachent successivement par groupes de deux ou de quatre ; dans chaque groupe, les chromosomes, bâtonnets arqués, sont unis par leurs extrémités au moyen de fins tractus ;

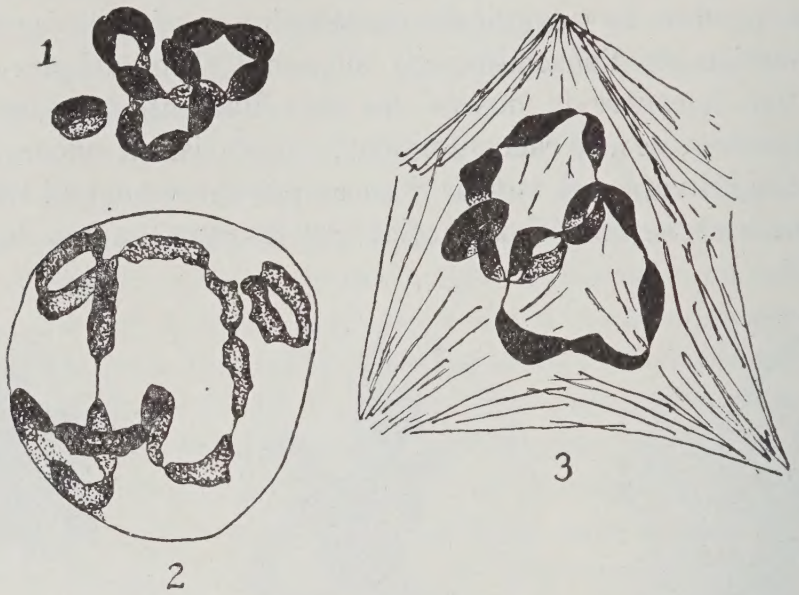


Fig. 426. — Divers aspects de la chaîne de 12 chromosomes et de l'anneau de 2 chromosomes à la fin de la prophase hétérotypique chez *Oe. franciscana sulfurea*. En 3, le complexe chromosomien est disposé dans l'ébauche (multipolaire) du fuseau (d'après R. E. Cleland, 1924).

à la diacinèse, on observe ainsi, dispersés dans la cavité nucléaire, un groupe de quatre chromosomes disposés bout à bout de manière à constituer un anneau fermé, et quatre groupes offrant également l'aspect d'anneaux, mais plus petits, parce que constitués de deux chromosomes seulement, attachés l'un à l'autre par leurs extrémités.

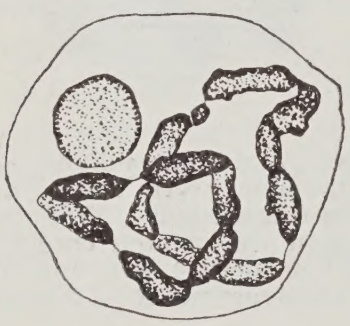


Fig. 427. — Les deux chaînes chromosomiques, à la fin de la prophase hétérotypique, chez *Oenothera biennis sulfurea* (d'après R. E. Cleland, 1926).

Chez *Oe. franciscana sulfurea*, forme apparue parmi les descendants d'hybrides de première génération résultant du croisement *Oe. biennis* × *Oe. franciscana*, les images de la diacinèse sont tout autres : ici, la dislocation de la file des chromosomes est à peine indiquée ; à la fin de la diacinèse, en effet, on observe constamment, dans la cavité du noyau, *une chaîne fermée constituée de douze chromosomes disposés bout à bout* et *un anneau de deux chromosomes*, chromosomes toujours en forme de bâtonnets arqués et unis, par leurs extrémités, au moyen de fins tractus (fig. 425,*6* et fig. 426).

Chez *Oe. biennis* et le mutant *Oe. biennis sulfurea*, la fragmentation de la file chromosomique est également à peine marquée ; à la diacinèse, la cavité nucléaire renferme constamment deux anneaux fermés, l'un constitué par *huit chromosomes* disposés bout à bout, l'autre par *six chromosomes* seulement (fig. 427).

Chez *Oe. muricata*, *Oe. grandiflora* de Vries, *Oe. strigosa*, la file des chromosomes n'est même plus fragmentée ; du dispositif rayonnant caractéristique de la deuxième contraction se dégage *une chaîne fermée constituée par les quatorze chromosomes* reliés au niveau de leurs extrémités ; cette chaîne, plus ou moins contournée, occupe la cavité du noyau pendant toute la diacinèse (fig. 428).

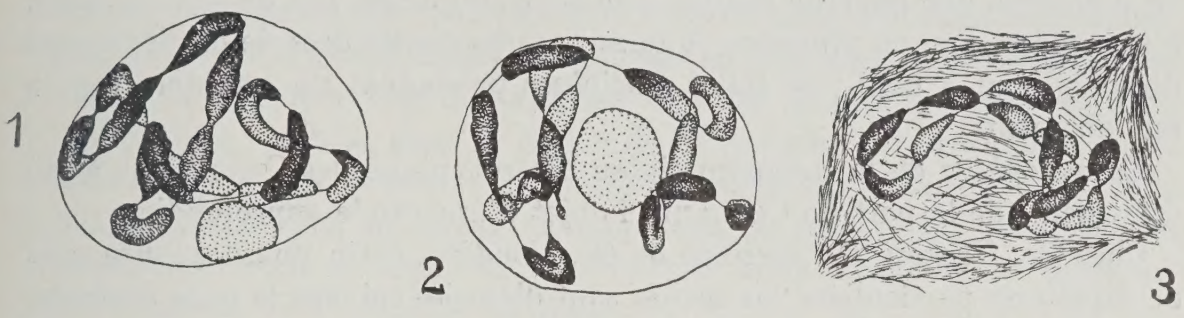


Fig. 428. — Divers aspects de la chaîne de 14 chromosomes à la fin de la prophase hétérotypique chez *Oenothera muricata*. En 3, le complexe chromosomien est disposé dans l'ébauche (multipolaire) du fuseau (d'après R. E. Cleland, 1926).

Chez *Oe. Lamarckiana* la diacinèse offre les mêmes caractères que chez *Oe. franciscana sulfurea* : elle est caractérisée par la présence d'un cercle de douze chromosomes et d'un couple de chromosomes disposés en anneau (fig. 429, *1*).

Chez *Oe. rubrinervis*, semi-mutant, on observe *une chaîne de six chromosomes* et *quatre couples annulaires* (fig. 429, *2*) ; chez *Oe. rubricalyx*,

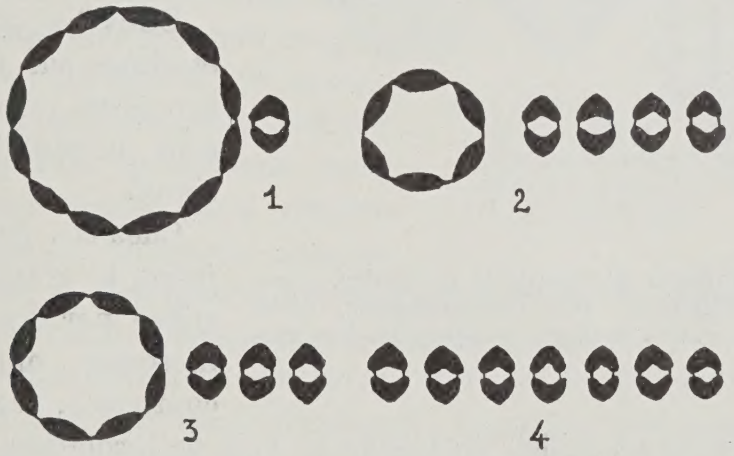


Fig. 429. — Diagramme représentant l'agencement des chromosomes, à la fin de la prophase hétérotypique, chez diverses espèces d'Oenothères. — 1, chez *Oe. Lamarckiana*. — 2, chez *Oe. rubrinervis*. — 3, chez *Oe. rubricalyx*. — 4, chez *Oe. blandina* et *Oe. deserens* (d'après R. E. Cleland, 1925).

autre semi-mutant, *une chaîne de huit chromosomes* et *trois couples annulaires* (fig. 429, *3*).

Enfin, chez *Oe. Hookeri*, *Oe. blandina* et *Oe. deserens*, la file chromosomique issue de la seconde contraction se fragmente intégralement et la diacinèse est caractérisée par la présence de *six couples* de chromosomes, six gemini en forme d'anneau (fig. 429, *4*).

Chaque espèce d'Oenothère offre donc, au moment de la diacinèse, un dispositif chromosomique parfaitement déterminé et constant, qui lui est propre ou que réalisent aussi d'autres espèces du même genre. Ce dispositif, est banal chez *Oe. deserens* et *Oe. blandina*, où il comporte un ensemble de gemini bien caractérisés ; il est, au contraire très spécial chez *Oe. biennis*, *Oe. Lamarckiana*, *Oe. muricata* ou *Oe. rubricalyx*, plantes chez lesquelles on n'observe que quelque gemini seulement, ou même pas de gemini, mais, à leur place, une ou plusieurs chaînes fermées constituées de chromosomes disposés bout à bout ; de telles diacinèses présentent un caractère tout à fait aberrant.

La métaphase de la première cinèse hétérotypique des Oenothères a été également, de la part de Cleland, l'objet d'une étude approfondie.

Chez *Oe. Hookeri*, *Oe. deserens* et *Oe. blandina*, cette phase n'offre pas de caractères particuliers: les *gemini* sont dissociés suivant la règle générale. Il en est de même chez *Oe. franciscana* : le cercle de quatre chromosomes observé à la diacinèse de cette espèce se disloque, en effet, à la métaphase, en deux gemini qui s'insèrent au fuseau à côté des autres gemini, puis sont normalement dissociés.

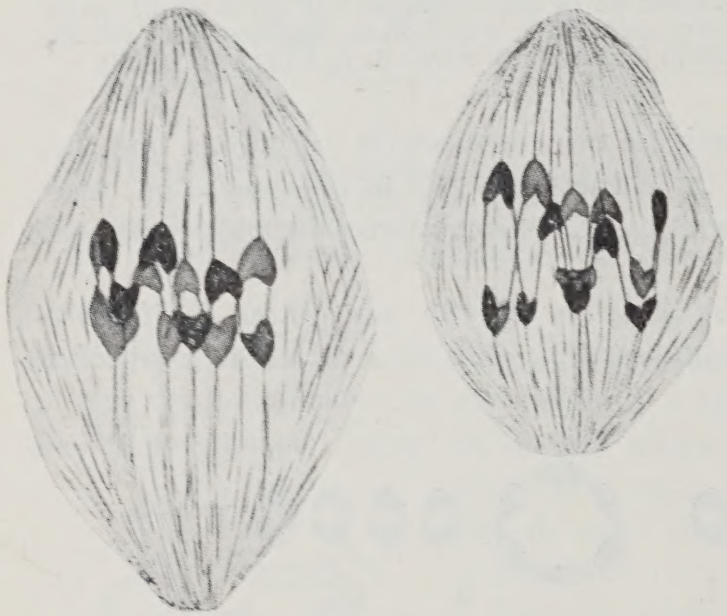


Fig. 430. — Métaphase et anaphase normales, avec dissociation régulière des chromosomes, chez *Oenothera franciscana sulfurea* (d'après R. E. Cleland, 1924).

Dans les autres espèces étudiées par Cleland, les processus métaphasiques sont, au contraire, très spéciaux.

Chez *Oe. franciscana sulfurea*, le grand cercle constitué par les douze chromosomes, plus ou moins contourné, tordu en 8, par exemple, se dispose au milieu du fuseau en voie de formation ; à ses côtés parfois accroché à lui, on aperçoit le couple chromosomique (fig. 426, *3*). Tandis que le fuseau s'achève, le cercle se dispose assez régulièrement dans la région équatoriale, mais sans se rompre. Puis apparaissent les phénomènes les plus caractéristiques : le couple est normalement dissocié ; quant aux chromosomes du cercle, ils se comportent, avec une remarquable régularité, de la manière suivante : six, non contigus l'un à l'autre, sont attirés vers l'un des pôles du fuseau ; les six autres, alternes avec les premiers, sont attirés vers l'autre pôle ; les premier, troisième, cinquième, septième, neuvième et onzième chromosomes du cercle sont donc entraînés dans un sens ; les deuxième, quatrième, sixième, huitième, dixième et douzième dans le sens contraire. Les chromosomes ainsi dissociés ont l'aspect de V dont les

sommets sont tournés vers les pôles, et dont les branches sont encore mutuellement reliées par de très fins tractus ; vu de côté, l'ensemble de la figure formée par le cercle soumis à ces attractions de sens contraires offre un aspect en zigzag, aspect tout à fait spécial dont la figure 430 donne une idée.

Chez *Oe. muricata*, le cercle unique constitué par les chromosomes, à la diacinèse, reste intact à la métaphase ou s'ouvre alors et devient une chaîne. Chaîne ou cercle d'abord repliés, contournés en tous sens, sont compris dans la masse du fuseau en voie de formation (fig. 428, *3*) puis se disposent, avec une régularité relative, dans la région de l'équateur. Ils deviennent alors l'objet d'attractions de sens contraire, et la chaîne (ou l'anneau) acquiert le profil caractéristique, en zigzag, comme chez *Oe. franciscana sulfurea* ; les chromosomes, tous en forme de V reliés par leurs branches et tournant leurs sommets vers les pôles, se disposent en deux groupes : les chromosomes impairs sont dirigés vers un pôle, les chromosomes pairs vers le pôle opposé (fig. 431).

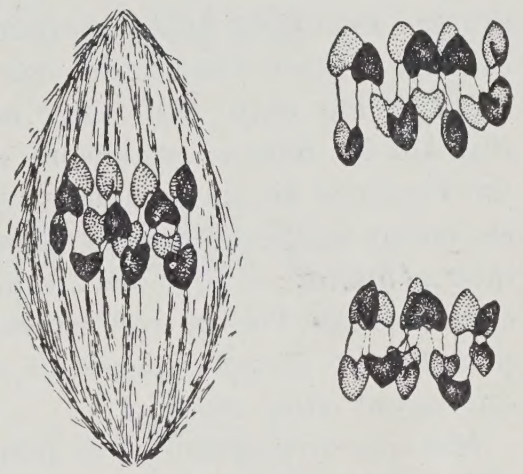


Fig. 431. — Trois images d'anaphase (début), montrant la dissociation régulière des chromosomes, chez *Oe. muricata* (d'après R. E. Cleland, 1926).

La même description pourrait être répétée pour toutes les espèces d'Oenothères pourvues d'un ou de deux cercles de chromosomes ; partout, chaque cercle ou chaîne est dissocié avec la même régularité, les chromosomes étant entraînés alternativement vers un pôle et vers l'autre ; les figures 430 et 431, se rapportant à *Oe. franciscana sulfurea* et à *Oe. muricata*, pourraient aussi exactement représenter, sous réserve du nombre des chromosomes compris dans la chaîne, la métaphase hétérotypique chez *Oe. Lamarckiana*, *Oe. biennis*, ou une forme quelconque pourvue de chaîne.

Si, dans presque toutes les méioses, la dissociation des cercles est réalisée de la manière que l'on vient d'indiquer, il est un très petit nombre de métaphases hétérotypiques dont les caractères sont *irréguliers*. Le pourcentage de ces métaphases irrégulières varie, semble-t-il, suivant les espèces : Cleland évalue leur proportion au cinquième environ des métaphases normales chez *Oe. muricata* ; mais, chez *Oe. biennis* et *Oe. biennis sulfurea*, elles paraissent être beaucoup plus rares et n'existeraient qu'en proportion négligeable ; chez *Oe. Lamarckiana*, enfin, Cleland a compté 247 métaphases irrégulières sur 1515 étudiées en tout par lui.

Ces irrégularités répondent à divers types. Voici, par exemple, ceux qui ont été observés chez *Oe. biennis* et *Oe. biennis sulfurea*, en ne considérant que le cercle de huit chromosomes (fig. 432). Tantôt, deux chromosomes contigus sont attirés vers un même pôle ; en revanche, une autre paire de chromosomes contigus sont entraînés vers l'autre pôle ; c'est là un man-

quement à la règle du comportement alternant des chromosomes ; mais le cercle n'en sera pas moins sûrement dissocié en deux groupes égaux de quatre chromosomes (fig. 432, *1*). Tantôt, deux chromosomes contigus sont attirés vers un même pôle, mais ce dispositif anormal n'est pas compensé, comme dans le cas précédent, par un dispositif semblable et de sens contraire : en une autre partie du cercle, un chromosome se trouve intercalé entre deux autres attirés vers les pôles opposés ; il semble que ce chromosome se trouve ainsi sollicité également par l'un et l'autre pôle ; or, même du point de vue numérique, le résultat sera tout différent suivant que le chromosome ira finalement à un pôle ou à l'autre : s'il est entraîné vers le pôle supérieur (vers la partie supérieure de la figure, en *2*, fig. 432),le cercle sera dissocié en deux groupes inégaux ; l'un, de cinq chromosomes, ira au pôle supérieur, l'autre de trois chromosomes, au pôle inférieur ; s'il est, au contraire, entraîné vers le pôle inférieur, le cercle sera dissocié en deux groupes égaux de quatre chromosomes. Enfin, l'irrégularité peut consister dans la position indécise de deux chromosomes, compris, en deux points de la chaîne, entre des voisins nettement entraînés vers les pôles opposés (fig. 432,*3*) ; dans ce cas encore, ainsi qu'il est facile de s'en rendre compte par l'examen du diagramme,les groupes résultant de la dissociation du cercle seront égaux ou inégaux suivant le comportement de ces chromosomes intermédiaires : si tous deux vont à un même pôle, ce dernier recevra cinq chromosomes, l'autre trois seulement ; si l'un de ces chromosomes va à un pôle, l'autre au pôle opposé, ce sont deux groupes de quatre chromosomes qui seront ainsi séparés.

Mais ces diverses sortes de nouvelles combinaisons chromosomiques possibles résultant de ces irrégularités apparaissent comme beaucoup plus nombreuses si l'on tient compte des différences qualitatives pouvant exister entre chromosomes.

On peut supposer, en effet, que normalement, la dissociation sépare, comme l'indique le diagramme *8*, des chromosomes homologues jusxtaposés AA', BB', CC', DD' ; il est alors facile de reconnaître que, même dans le cas d'une seule anomalie, par exemple dans le cas de l'irrégularité représentée par le schéma *1*, c'est-à-dire de deux chromosomes contigus entraînés vers un pôle, et deux autres chromosomes contigus vers le pôle opposé, le nombre des combinaisons différentes possibles sera très élevé ; ainsi que le montrent les schémas *4*, *5*, *6*, *7*, diagrammes de quatre de ces combinaisons, celles-ci diffèrent suivant la nature des chromosomes impliqués dans l'anomalie et suivant la position respective des deux couples qu'ils constituent. Dans certaines de ces combinaisons (schémas *4*, *6*, *7*, par exemple), les chromosomes homologues sont dissociés ; l'ordre seul de leur juxtaposition est changé. Dans d'autres combinaisons, il arrive que deux chromosomes homologues ne soient pas dissociés (schéma *5*, par exemple : A et A', d'une part, B et B', d'autre part, vont au même pôle). Enfin, il faut ajouter que, toujours dans le cas d'*Oe. biennis*, l'anomalie n'est pas obligatoirement, comme on l'a supposé jusqu'à présent, et notamment dans la fig. 432, limitée au cercle de 8 chromosomes ; une anomalie peut se produire simultané-

ment dans la dissociation du cercle de six chromosomes, ce qui accroît considérablement le nombre des combinaisons chromosomiques possibles affectées à chaque pôle.

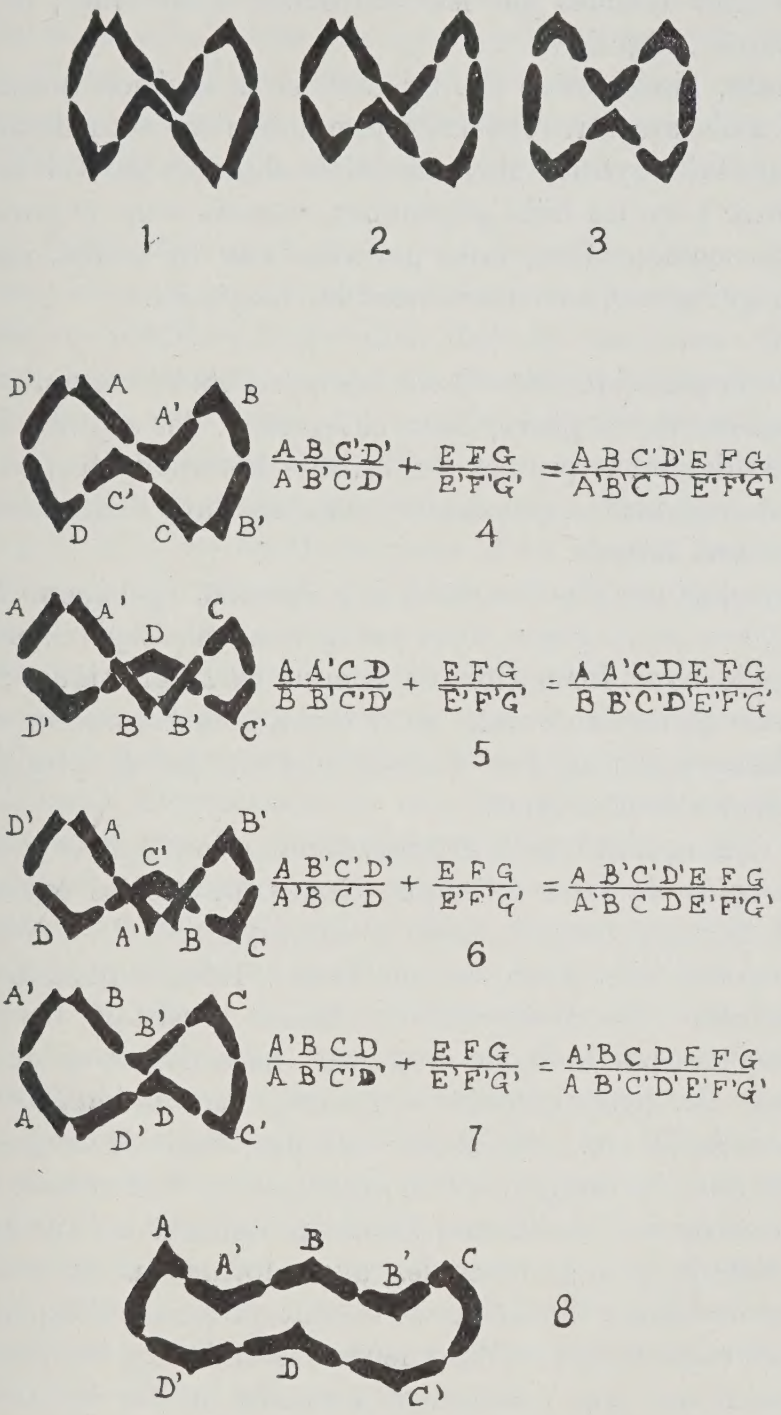


FIG. 432. — Diagrammes représentant divers types d'anomalies dans la dissociation de la chaîne de 8 chromosomes chez *Oe. biennis*. — 1, 2, 3, trois types différents d'anomalies. — 4, 5, 6, 7, diagrammes donnant une idée des diverses combinaisons chromosomiques qui peuvent résulter d'un seul type de dissociation anormale (type défini dans le diagramme 1 : deux chromosomes contigus vont au même pôle ; deux autres chromosomes contigus au pôle opposé) ; les lettres EE', FF', GG', se rapportent aux 6 chromosomes de la deuxième chaîne, dont la dissociation est supposée régulière. La première fraction indique, dans chaque diagramme, le résultat de la dissociation de la chaîne de 8 chromosomes, la seconde fraction le résultat de la dissociation de la chaîne de 6 chromosomes, la troisième fraction, enfin, le résultat de la dissociation de l'ensemble des deux chaînes. — 8, diagramme représentant le mode normal de dissociation de la chaîne de 8 chromosomes (d'après R. E. CLELAND, 1926).

A la métaphase succède l'*anaphase*, stade auquel est achevée la dissociation des chromosomes. Ceux-ci restent encore assez longtemps unis par de très fins tractus reliant leurs branches ; puis ils finissent par se séparer ; n'étant plus alors tiraillés par leurs attaches réciproques, ils revêtent la forme de grains irréguliers.

La télophase, l'intercinèse (cf. fig. 368) et la division homéotypique ne présentent pas de caractères spéciaux au point de vue actuellement envisagé.

Tels sont les faits cytologiques essentiels observés par Cleland ; il reste à les confronter avec les faits génétiques résumés dans le paragraphe précédent. Cette confrontation, faite par Cleland lui-même, comporte plusieurs points qui seront successivement envisagés ici.

I. — L'étude génétique des Oenothères a d'abord conduit à distinguer, parmi les espèces de ce genre, deux catégories : des espèces homozygotes, à génotype évidemment pur, et des espèces hétérozygotes, se comportant comme des monohybrides,maintenus constants dans l'autofécondation, par le jeu de facteurs léthals.

L'étude cytologique des Oenothères a conduit également à distinguer, parmi les espèces de ce genre, deux catégories : des espèces présentant une méiose normale avec formation de *gemini* caractéristiques ; des espèces présentant une méiose anormale, aboutissant à la formation d'une chaîne fermée constituée par tous les chromosomes ou par la plupart des chromosomes disposés bout à bout.

Or, il est remarquable de constater, comme l'ont fait, d'abord, Davis et ensuite, avec plus de faits à l'appui, Cleland, que les espèces à méiose normale sont exclusivement les espèces homozygotes : *Oe. Hookeri*, *Oe. franciscana*, *Oe. grandiflora* Ait. (*non* de Vries). Réciproquement, les espèces à méiose anormale avec formation de chaînes persistant jusqu'à la métaphase et dissociées par le mode en zigzag ne sont autres que les espèces hétérozygotes : *Oe. Lamarckiana*, *Oe. biennis*, *Oe. muricata*, *Oe. grandiflora* de Vries (*non* Ait.), etc... Or, il ne doit pas s'agir là d'une coïncidence purement fortuite, car les mutants homozygotes, *Oe. deserens*, *Oe. latifrons*, *Oe. blandina*, dérivés d'*Oe. Lamarckiana*, présentent une prophase et une métaphase hétérotypiques normales, avec formation et dissociation de gemini caractéristiques. Enfin, les semi-mutants, issus d'espèces hétérozygotes et comportant toujours, dans leurs descendance, des formes homozygotes, intermédiaires par conséquent entre les uns et les autres, ne possèdent que de petits cercles (de 6 chromosomes chez *Oe. rubrinervis*, de 4 chromosomes chez *Oe. rubricalyx*) avec un nombre complémentaire de couples chromosomiques dissociés indépendamment. Il était impossible de ne pas apercevoir le sens de cette corrélation si étroite entre la présence de chaînes et la condition hétérozygote. Les chromosomes constituant les chaînes sont autant de chromosomes qui ne se couplent pas à la diacinèse ; or, on connaît quelques autres hybrides interspécifiques chez lesquels les chromosomes, même provenant, en nombre égal, de chacun des parents, comme chez les Oenothères, ne forment pas de gemini à la pro-

phase hétérotypique (cf. p. 952) ; et l'on a créé les termes d'*asyndèse* ou *asynapsis* pour exprimer cette absence d'affinités entre chromosomes provenant d'espèces différentes. La formation de chaînes chromosomiques à la première prophase méiotique des Oenothères hétérozygotes serait donc une manifestation cytologique de leur condition hybride, un phénomène d'asyndèse ; d'une asyndèse très particulière, d'ailleurs, car, en règle générale, les chromosomes qui, chez les hybrides sont incapables de former des gemini, se dispersent dans la cavité nucléaire, sans s'unir en chaînes.

II. — Les Oenothères sont encore remarquables, du point de vue génétique, par leur allure de monohybrides, due à la *liaison* d'un grand nombre de caractères en *complexes* très stables dans les conditions normales. D'autres êtres sont actuellement connus qui possèdent aussi des complexes plus ou moins stables de caractères : tels sont les *Lathyrus* étudiés par PUNNETT ou, surtout, les Drosophiles. Mais, dans tous ces cas, le nombre des complexes coïncide plus ou moins exactement avec celui des paires chromosomiques (cf. p. 925). Chez les Oenothères, il en va tout autrement ; chaque espèce ne possède, à coup sûr, que deux complexes, le nombre des chromosomes étant de 14.

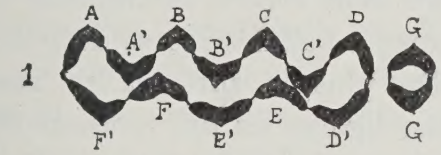
Ce comportement génétique si particulier peut être rapproché du comportement des chaînes au moment de la métaphase. Ces chaînes sont dissociées en zigzag, c'est-à-dire que les chromosomes successifs dont elles sont constituées se dirigent alternativement vers un pôle et vers le pôle opposé. Il suffit de supposer que les chromosomes responsables des caractères de chaque complexe alternent régulièrement dans la chaîne pour comprendre leur constante et totale séparation dans les tétraspores, donc dans les gamètes : un coup d'œil sur le schéma *8*, de la fig. 432, représentant la dissociation de la chaîne à huit chromosomes d'*Oe. biennis*, permettra d'apercevoir immédiatement que, si les chromosomes avec tous les caractères dont ils peuvent être les facteurs, occupent, dans un tel dispositif, des positions réciproques constantes, la dislocation de celui-ci, suivant le mode alternant, entraînera la séparation, en bloc, de deux complexes morphologiques également constants. Ces phénomènes cytologiques si remarquables : liaison des chromosomes en chaînes, dissociation en zigzag de celles-ci, sont donc susceptibles d'expliquer ces deux complexes de facteurs révélés par l'analyse génétique comme une des particularités essentielles de ces mêmes plantes.

III. — A la suite de certains croisements interspécifiques, les complexes de caractères paraissent être disloqués en groupements plus ou moins nombreux. CLELAND a justement pensé que l'étude cytologique des hybrides issus de ces croisements présenterait un grand intérêt : s'il est exact que la permanence des complexes factoriels des Oenothères est assurée par la présence des chaînes et par leur mode spécial de dissociation, la dislocation des complexes doit être accompagnée d'une dislocation des chaînes. Dans le but de vérifier ce point, CLELAND a examiné, du point de vue cytologique,

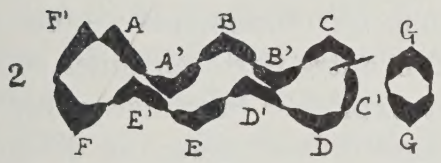
les hybrides indiqués plus haut (p. 932 et p. 933). L'hybride *albicans-velans* (*albivelutina*) issu du croisement *Oe. suaveolens* × *Oe. Lamarckiana*, et dont les complexes sont rigoureusement dissociés en bloc, présente, dans chaque noyau, à la première prophase méiotique, un cercle de quatorze chromosomes. Par contre, l'hybride *flavens-velans* (*flavivelutina*) issu du même croisement, dont trois couples allélomorphes, au moins, sont dissociés indépendamment, forme, à la prophase hétérotypique, deux cercles de quatre chromosomes chacun, et *trois gemini* de type banal. L'hybride *albicans-stringens*, provenant du croisement *Oe. suaveolens* × *Oe. strigosa*, et qui produit exclusivement des gamètes de deux sortes, par dissociation intégrale des complexes, présente, comme *Oe. Lamarckiana*, une chaîne de douze chromosomes et un couple. Chez l'hybride *flavens-stringens*, résultant du même croisement, quatre paires de caractères au moins sont dissociés séparément et, à la diacinèse hétérotypique, un cercle de quatre chromosomes et cinq gemini sont épars dans le noyau. Chez l'hybride *truncans-Hookeri*, produit du croisement *Oe. grandiflora* × *Oe. Hookeri*, ces deux complexes sont dissociés en bloc et l'on observe une chaîne de quatorze chromosomes ; mais chez l'hybride *acuens-Hookeri*, produit du même croisement, trois caractères au moins sont dissociés indépendamment, et l'on observe deux cercles de quatre chromosomes et trois gemini. Ces résultats ne sont que des exemples choisis parmi plusieurs autres du même ordre ; tous paraissent présenter une réelle valeur expérimentale et tendent à démontrer que le comportement génétique, c'est-à-dire la réalisation de telles ou telles formes, est étroitement conditionné par le comportement des chromosomes au cours de la méiose.

IV. — Enfin, l'apparition d'assez nombreux mutants à quatorze chromosomes est un des caractères génétiques marquants des Oenothères : ces mutants, on le sait, naîtraient d'échanges exceptionnels entre les complexes, échanges portant sur un ou plusieurs caractères. Cleland a supposé que, de tels échanges, pourraient dépendre des irrégularités constatées, parfois, à la métaphase, dans le processus de dissociation alternante des chromosomes. Dans cette hypothèse, on envisagera, par exemple, la genèse des semi-mutants puis, dérivant de ceux-ci, celle des mutants homozygotes. Ces semi-mutants ont été découverts dans des lignées d'*Oe. Lamarckiana*, espèce comprenant les deux complexes *gaudens* et *velans* et formant, à la prophase hétérotypique, un couple et une chaîne de douze chromosomes ; on peut admettre que, dans les conditions normales de dissociation (fig. 433,*1*), les chromosomes A B C D E F du cercle et le chromosome G du couple isolé correspondent au complexe *gaudens* ; les chomosomes A' à F' + G au complexe *velans*. Mais les conditions de dissociation sont parfois anormales et un agencement métaphasique, tel que celui représenté dans la fig. 433,*2*, est parfaitement réalisable et conforme aux données de l'observation directe : à l'anaphase, comme l'indique la formule (I), les chromosomes A B C D 'E'F'G vont vers un pôle, les chromosomes A'B'C'D E F G vers l'autre pôle. On peut admettre que le facteur léthal propre à *velutina* n'a

pas été compris dans l'échange, mais que, dans cet échange,a été compris, par contre, le léthal propre à *laeta* : le nouveau complexe A B C D'E'F'G est donc ainsi dépourvu de léthals et pourra se trouver uni, sans que le produit soit frappé de stérilité, avec un complexe *velans* normal : or, cette combinaison nouvelle serait homozygote, non plus pour un seul facteur, mais pour quatre facteurs et les complexes seraient réduits à trois membres chacun, comme l'indique la formule (II). CLELAND remarque qu'une telle formule exprime assez bien la constitution d'un semi-mutant, d'*Oe. rubrinervis*, par exemple, où sont unis les complexes *velans* (normal, avec son léthal) et *subvelans* (*gaudens* modifié, sans léthal) et dont la diacinèse est caractérisée par la présence d'un cercle de six chromosomes et de quatre gemini ; elle ne répond pas moins bien aux données relatives à la descendance de cette plante qui comprend, on le sait, trois catégories, suivant les combinaisons *velans-velans*, *velans-subvelans* et *subvelans-subvelans* ; c'est



$$\frac{A\,B\,C\,D\,E\,F}{A'B'C'D'E'F'} + \frac{G}{G}$$



$$\frac{A\,B\,C\,D'E'F'}{A'B'C'D\,E\,F} + \frac{G}{G} \quad \text{(I)}$$

$$\frac{A\,B\,C}{A'B'C'} + \frac{D'}{D'} + \frac{E'}{E'} + \frac{F'}{F'} + \frac{G}{G} \quad \text{(II)}$$

$$\frac{A}{A} + \frac{B}{B} + \frac{C}{C} + \frac{D'}{D'} + \frac{E'}{E'} + \frac{F'}{F'} + \frac{G}{G} \quad \text{(III)}$$

FIG. 433. — 1. Diagramme représentant le mode normal de dissociation de la chaîne chez *Oe. Lamarckiana*. — 2. Diagramme représentant un mode anormal de dissociation de la chaîne, et formules indiquant (cf. texte) certaines conséquences possibles de cette anomalie (d'après R. E. CLELAND, 1929).

cette dernière combinaison, caractéristique du mutant *Oe. deserens*, homozygote et à diacinèse normale, qu'exprime la formule III de la figure 433. Il importe de remarquer qu'un tel mécanisme permet d'expliquer ce caractère des mutants d'Oenothères, qui avait si vivement frappé DE VRIES, de différer, *par plusieurs caractères à la fois*, de la plante dont ils dérivent : on peut supposer, en effet, que, dans le complexe *velans* normal, les chromosomes D'E'F' sont porteurs de caractères récessifs ; dans *Oe. Lamarckiana*, ces caractères seraient, par suite de la permanence de la condition hétérozygote, dominés par d'autres caractères situés dans les chromosomes du complexe *gaudens* ; ces caractères récessifs ayant passé, par suite d'un échange, dans le complexe *gaudens*, ainsi devenu *subvelans*, seront manifestés, tous à la fois, dans les combinaisons *subvelans-subvelans* ; c'est ainsi que l'on peut concevoir la présence de plusieurs mutants homozygotes distincts (*Oe. deserens*, *Oe. decipiens*, *Oe. latifrons*), correspondant chacun à des modifications différentes, par échange, du complexe *gaudens*, mais toutes accompagnées de la perte du léthal et pouvant ainsi être traduites morphologiquement.

On arrêtera en ce point ce rapide exposé de l'œuvre de CLELAND et des concordances nombreuses relevées par lui entre les comportements génétique et cytologique des *Oenothera*. Il est difficile de contester la valeur de ces concordances, dont plusieurs ont été établies à la suite de véritables expériences : dans de nombreux cas, en effet, les études cytologiques de CLELAND n'ont été qu'un des moyens d'investigation mis en œuvre dans l'étude expérimentale des croisements provoqués par les généticiens les plus experts peut-être dans le domaine des Oenothères : DAVIS, RENNER et ses élèves, avec lesquels le cytologiste américain collaborait. Quelle que soit, cependant, la valeur des travaux de CLELAND, si suggestif que puisse être le parallélisme entre les résultats auxquels ils ont conduit et ceux qu'ont acquis les travaux des généticiens, il est impossible de les considérer comme décisifs : d'une part, en effet, ces résultats sont incomplets et, d'autre part, ils ont été contestés par certains cytologistes.

Les résultats obtenus par CLELAND *sont encore incomplets*. La méiose n'a été étudiée, par ce savant, que dans les cellules-mères du pollen, jamais à l'origine du gamétophyte femelle. De plus, et surtout, les résultats obtenus ne portent pas sur l'ensemble des lignées ou des croisements d'Oenothères que savent obtenir les généticiens ; le parallélisme entre les faits cytologiques et génétiques, manifeste dans les quelques cas étudiés, apparaîtra-t-il au même degré quand tous les croisements seront systématiquement contrôlés cytologiquement ? D'autre part, certaines concordances ne sont pas satisfaisantes : comment expliquer la remarquable constance des complexes dans les espèces sauvages d'Oenothères, en d'autres termes le très faible pourcentage des mutants, alors que les irrégularités métaphasiques auxquelles est attribuée la genèse de ces mutants sont beaucoup moins rares ? comment expliquer, surtout, qu'*Oe. muricata* n'ait jamais produit de mutants, alors que les dissociations anormales du cercle chromosomique sont relativement fréquentes chez cette espèce ?

Les résultats cytologiques obtenus par CLELAND *ont été contestés par* certains auteurs travaillant isolément. Ainsi, BŒDIJN a soutenu que, chez *Oe. Lamarckiana*, la prophase hétérotypique aboutit à la formation de *sept gemini* ; il est vrai que ces gemini pourraient ensuite, vers la fin de la diacinèse, être dissociés accidentellement ; les chromosomes ainsi séparés s'uniraient alors par leurs extrémités, en nombre variable, de manière à constituer des chaînes plus ou moins longues. VALCANOVER, ayant étudié la méiose chez *Oe. biennis*, a bien observé la formation constante des deux chaînes de huit et de six chromosomes ; mais il croit pouvoir annoncer que, lors de la métaphase, les chromosomes ne se sépareraient pas sans s'être, au préalable, rapprochés intimement, deux à deux, de manière à former de véritables gemini. LELIVELD, SCHWEMMLE, KIHARA, ont également donné, de la prophase hétérotypique d'Oenothères, des descriptions plus ou moins différentes de celles de CLELAND. D'autre part, un généticien éminent, SHULL, admet l'exactitude des observations de CLELAND, mais les interprète d'une manière toute autre : pour lui, les chromosomes sont disposés sans ordre dans les chaînes et la dissociation métaphasique en zigzag n'a

pas de signification génétique ; les facteurs dont SHULL admet l'existence pourraient être répartis en trois groupes dont l'un serait beaucoup plus important que les autres ; chacun de ces facteurs serait supporté par une paire de chromosomes : les autres chromosomes ne posséderaient pas de facteurs influençant la morphologie de l'individu ; enfin, les échanges entre facteurs seraient conditionnés par des échanges matériels entre les partenaires des couples chromosomiques intéressants du point de vue génétique, suivant le mécanisme ordinaire. SHULL est seul à défendre une telle interprétation ; quant aux recherches cytologiques dont les résultats s'opposent à ceux de CLELAND, il faut bien admettre que toutes ne paraissent pas à l'abri de la critique ; c'est ainsi que les conclusions de BŒDIJN ont déjà été réfutées en détail par CLELAND. Au reste, les descriptions données par CLELAND ont été reconnues exactes par d'autres cytologistes : S. H. EMERSON, ŒHLKERS, HÅKANSSON, WEIER.

Enfin, plus récemment, les importantes contributions apportées à la cyto-génétique des Oenothères par BLAKESLEE et CLELAND (1930), puis par R. R. GATES (1931), ont confirmé l'exactitude des interprétations précédentes et les ont, sur divers points, grandement précisées. GATES et ses collaborateurs (SHEFFIELD, CATCHESIDE) ont réalisé des croisements entre espèces d'Oenophères à caténation, ou entre espèces homozygotes et à méiose normale (*Oe. deserens* ; *Oe. blandina* ; *Oe. purpurata*) et étudié les dispositifs chromosomiques, lors de la réduction chromatique, chez les hybrides obtenus ; les résultats les plus intéressants paraissent être ceux qui découlent des croisements entre ces trois dernières espèces : les hybrides ainsi réalisés présentent tous, en effet, à la prophase hétérotypique, des chaînes d'une longueur bien définie et un nombre complémentaire de couples indépendants. Il paraît donc expérimentalement établi que la caténation résulte, chez les Oenothères comme chez les *Datura* (cf. p. 916) d'un processus d'hybridation. Mais l'hybridation ne paraît pas être la seule cause en jeu dans la réalisation des chaînes chromosomiques : BLAKESLEE et CLELAND, guidés par les phénomènes observés chez les *Datura*, ont fait intervenir la notion d'échanges matériels et définis entre chromosomes, échanges entraînant la constitution de chromosomes à extrémité de même nature, susceptibles de s'attirer l'une l'autre, mais ces dernières conceptions, pour intéressantes qu'elles soient, ne sont pas, comme l'a fait remarquer GATES, sans soulever de sérieuses difficultés.

Quoi qu'il en soit, un fait, dès maintenant, subsiste : il est impossible de ne pas être frappé par le parallélisme entre les particularités méiotiques observées par CLELAND et d'autres cytologistes, particularités dont on n'a pu contester sérieusement la réalité, et les singularités génétiques interprétées par RENNER. Ces concordances sont assez remarquables pour être prises en considération, à la lumière surtout des faits de mendélisme, de polyploïdie et de polysomie, faits de même ordre, mais moins complexes.

LES HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES ET LEURS CARACTÈRES CYTOLOGIQUES

Le comportement génétique des hybrides interspécifiques et des hybrides intergénériques paraît, dès le premier abord, être extrêmement complexe car il varie très considérablement suivant la nature des espèces mises en présence. Il est possible, toutefois, en simplifiant beaucoup, d'énoncer les règles générales suivantes, dont on peut reconnaître l'application, sous des modalités diverses, dans la plupart des croisements : les hybrides de première génération sont souvent plus ou moins stériles ; des quelques graines viables que leur faible fertilité permet de recueillir naît une deuxième génération, remarquable par son extrême polymorphisme : les individus qui la composent sont, en effet, très dissemblables par l'ensemble de leurs caractères morphologiques ; il est fréquent d'observer que certains ont fait retour, plus ou moins parfaitement, au type des parents ; ce retour tend à s'accentuer dans les générations suivantes : enfin, sauf dans des cas exceptionnels, les statistiques que l'on peut établir des divers types d'individus constituant ces générations successives ne répondent guère aux proportions mendéliennes.

Ainsi énoncées, ces règles générales n'expriment que des faits reconnaissables sans le secours du microscope; or, il paraît maintenant évident qu'elles coïncident avec des mécanismes chromosomiques ; c'est pourquoi tous les généticiens modernes, lorsqu'ils font l'étude d'un croisement interspécifique, observent simultanément les caractères morphologiques et les caractères cytologiques des individus des diverses générations. Sans émettre actuellement un avis quant à la nature de ce lien entre le comportement des chromosomes et la stérilité ou la morphologie des hybrides et de leurs descendants, on indiquera quelques-uns des faits qui permettent d'affirmer son existence. Ce chapitre comportera les divisions suivantes : on étudiera d'abord les particularités du jeu des chromosomes pendant la méiose chez les hybrides de première génération ; puis on envisagera, dans leurs rapports avec les caractères morphologiques, les dispositifs chromosomiques des plantes des générations suivantes ; enfin, on discutera la signification de tous ces faits.

LES DIVISIONS RÉDUCTRICES CHEZ LES HYBRIDES DE PREMIÈRE GÉNÉRATION

C'est à la diacinèse, à la métaphase et à l'anaphase de la mitose hétérotypique que l'on peut observer des particularités caractéristiques de la méiose des hybrides. De ce point de vue, on peut distinguer trois grands types distincts.

I. — Dans un premier type de méiose, *tous les chromosomes de l'hybride se disposent*, à la diacinèse, *en gemini* ; à la métaphase, puis à l'anaphase, ces gemini sont normalement dissociés. Ce type de méiose qui, en apparence, ne présente aucune particularité, n'est évidemment réalisable que chez les hybrides possédant un nombre pair de chromosomes.

Un premier exemple de ce comportement est celui de l'hybride obtenu par Haase-Bessell dans le croisement *Digitalis lutea* × *Digitalis micrantha* ; *D. lutea* possède 48 chromosomes, *D. micrantha* 24 chromosomes (chiffres haploïdes) ; l'hybride possède, par conséquent, 72 chromosomes. A la diacinèse, dans chaque cellule-mère pollinique, on observe régulièrement la formation de 36 gemini. En dépit du caractère apparemment normal de cette prophase hétérotypique, les grains de pollen avortent ; l'hybride est stérile.

Un second exemple du même processus est donné par les hybrides *Papaver nudicaule* × *P. striatocarpum* et *P. nudicaule* × *P. radicatum*, réalisés par Mlle Ljungdahl. On compte 7 chromosomes dans les gamétophytes de *P. nudicaule*, 35 chromosomes dans ceux de *P. radicatum* et de *P. striatocarpum* ; les deux hybrides possèdent 42 chromosomes. A la prophase hétérotypique, on observe la formation de 21 gemini. L'hybride *P. nudicaule* × *radicatum* est peu fertile ; l'hybride *P. nudicaule* × *striatocarpum* est, au contraire très fertile.

Dans ces deux exemples, les nombres chromosomiques de chacun des parents sont très différents. De plus, dans les hybrides de Pavots, ces nombres sont impairs ; il est donc impossible, dans ces cas, d'admettre que tous les gemini sont formés par l'appariement de chromosomes de même origine ; il faut admettre que les sept chromosomes provenant de *P. nudicaule*, ou certains d'entre eux au moins, se sont accouplés chacun avec un chromosome provenant de l'autre espèce, Les chromosomes en surplus provenant de *P. striatocarpum*, ou de *P. radicatum*, se sont disposés en gemini. Les gemini formés à la prophase hétérotypique de ces hybrides ne sont donc pas tous équivalents : les uns sont constitués de deux éléments de même origine provenant du stock *haploïde* d'un même individu; Ljungdahl dit qu'ils sont formés par *autosyndèse* ; les autres sont constitués de deux éléments de provenance différente issus du stock haploïde de deux espèces distinctes ; ils sont formés par *allosyndèse*. Il n'est pas évident que, chez l'hybride de Haase-Bessell, il y ait, de même, formation de gemini par allosyndèse entre 24 chromosomes de *Digitalis lutea* et les 24 chromosomes de *D. micrantha*, et, en même temps, autosyndèse entre les 24 autres chromosomes de *D. lutea* ; il est cependant vraisemblable qu'il en soit ainsi, en raison de tous les faits qui seront indiqués plus loin. Il importe, enfin, de remarquer que ces hybrides présentant à la fois auto- et allosyndèse sont rares : on n'en connaît actuellement que six cas.

Chez de nombreux hybrides entre espèces possédant un même nombre de chromosomes, la méiose comporte encore la formation de gemini ; on admet, en raison, surtout, du fait, si souvent constaté, de l'impossibilité d'un couplage entre chromosomes d'un même génome (cf. p. 898), que, dans

tous ces cas, il ne s'agit que d'allosyndèse. L'hybride *Geum intermedium*, résultant du croisement *Geum urbanum* × *Geum rivale*, espèces qui possèdent toutes deux 21 chromosomes, possède lui-même 42 chromosomes ; or, WINGE a constaté que, à la prophase hétérotypique, ces éléments sont répartis régulièrement en 21 gemini.

II. — Un deuxième type de méiose, extrêmement répandu chez les espèces à nombres chromosomiques inégaux, présente les caractères suivants : *à la diacinèse, sont formés autant de gemini qu'il existe de chromosomes dans les noyaux sexuels du parent à nombre chromosomique le moins élevé ; les chromosomes en surplus restent isolés.* La présence et le nombre de ces univalents paraissent indiquer que chacun des gemini est formé de deux chromosomes d'origine différente ; les chromosomes isolés sont ceux provenant do parent possédant le nombre chromosomique le plus élevé qui n'ont pu trouver de partenaire. Ce type de méiose comporterait donc exclusivement une allosyndèse, pas d'autosyndèse. Ainsi défini, ce type de méiose présente deux modalités distinctes (fig. 434) , suivant que les

FIG. 434. — Schéma de la métaphase hétérotypique, chez des hybrides, sans clivage des univalents (à gauche) ou avec clivage des univalents (à droite) [d'après RENNER, 1929].

univalents ne sont pas clivés dès la première mitose réductrice (hétérotypique), mais, au contraire, restent alors indivis et sont clivés seulement lors de la deuxième mitose, ou selon qu'ils sont dédoublés dès cette première mitose. Les exemples qui vont être décrits donnent une idée concrète de ces processus.

Un exemple de la *première modalité* est celui de l'hybride *Drosera rotundifolia* × *Drosera intermedia*, étudié par ROSENBERG. Les gamètes de *D. rotundifolia* possèdent 10 chromosomes ; ceux de *D. intermedia* 20 chromosomes ; l'hybride contient, par conséquent, 30 chromosomes. A la diacinèse, on constate la formation de 10 gemini et de 10 univalents ; à la métaphase, les gemini se disposent régulièrement à l'équateur, tandis que les univalents se dispersent sur le fuseau, sans ordre apparent ; à l'anaphase, les partenaires des gemini, normalement dissociés, montent vers les pôles ; les univalents gagnent aussi les pôles, mais sans régularité ; il peut même arriver qu'un ou deux univalents demeurent en arrière et soient finalement expulsés dans le cytoplasma, où ils sont le point de départ de la formation de noyaux nains, véritables caryomérites (cf. p. 806, note 2) qui, tantôt seront résorbés, tantôt s'uniront à l'un ou à l'autre des noyaux-fils, tantôt subsisteront à l'état de petits noyaux surnuméraires. A la deuxième mitose (homéotypique), les bivalents et les univalents contenus dans chacun

des deux premiers noyaux sont normalement clivés, puis leurs moitiés sont régulièrement dissociées ; la seconde mitose ne fait donc que maintenir la composition nucléaire résultant de la première division : les diverses tétraspores pourront donc contenir des quantités très inégales de chromatine.

Chez les hybrides de *Nicotiana*: *N. tabacum* (24 chrom.) × *N. silvestris* (12 chrom.) ; *N. rustica* (24 chrom.) × *N. paniculata* (12 chrom.), etc..., étudiés par CLAUSEN et GOODSPEED, puis CLAUSEN, GOODSPEED et CHIPMANN, les méioses (fig. 435) offrent sensiblement les mêmes caractères ;

FIG. 435. — 1. Métaphase hétérotypique chez l'hybride *Nicotiana rustica* × *N. paniculata* ; les bivalents sont groupés à l'équateur du fuseau ; les univalentes sont dispersés sans ordre, de part et d'autre. — 2. Anaphase hétérotypique chez la même hybride ; les partenaires des bivalentts, dissociés, sont groupés aux pôles ; les univalents, en forme d'haltères, vont être répartis entre chaque pôle. — 3. Deux plaques équatoriales de la seconde série mitotique (mitose homéotypique), à 18 chromosomes chacune (d'après GOODSPEED et CLAUSEN, 1926).

toutefois, les univalents subissent ici, dès la première mitose, une ébauche de division, comme l'indique leur aspect d'haltères (fig. 435, *2*) ; mais cette division ne sera effective que lors de la seconde mitose. De plus, les auteurs ont, chez ces hybrides, réussi à prouver que les mouvements des univalents vers les pôles sont laissés au hasard ; ils ont en effet, calculé, en développant le binôme $(a + b)^{12}$, le nombre de chances pour qu'un pôle reçoive soit les douze univalents, soit une quantité moindre de ceux-ci, le pôle opposé recueillant alors, bien entendu, les autres univalents ; aux chiffres théoriques ainsi établis, ils ont comparé les chiffres réels résultant de numérations effectuées dans leurs préparations; le tableau suivant, dans lequel la concordance est manifeste, est un exemple des résultats obtenus.

Mode de répartition des chromosomes entre les pôles	$\frac{12}{24}$	$\frac{13}{23}$	$\frac{14}{22}$	$\frac{15}{21}$	$\frac{16}{20}$	$\frac{17}{19}$	$\frac{18}{18}$
Nombre de chances calculé au moyen du binôme $(a + b)^{12}$	1	12	66	220	495	792	462
Nombre de mitoses de chaque type, comptées dans l'hybride *silvestris* × *tabacum*	0	1	6	17	44	73	66

La seconde mitose, n'ayant ordinairement pour effet que de maintenir la composition nucléaire résultant de la première cinèse, ce tableau permet donc encore de fixer les idées quant à la fréquence et à l'ordre de grandeur des inégalités entre les nombres chromosomiques affectés aux diverses spores. Mais il importe d'ajouter que cette deuxième mitose peut aussi présenter des anomalies impliquant de nouveaux troubles dans la distri-

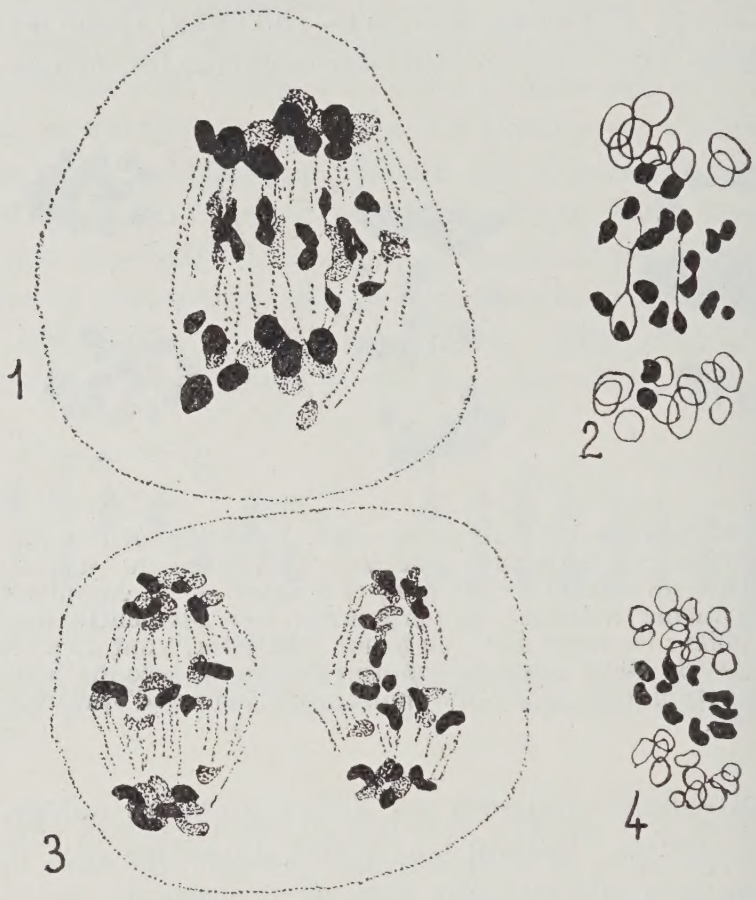


Fig. 436. — Divisions réductrices dans les cellules-mères polliniques de l'hybride *Papaver somniferum* × *P. orientale*. — 1 et 2. Mitose hétérotypique : les 11 bivalents ont été dissociés et leurs partenaires ont gagné les pôles. Les 10 monovalents, en retard sur les bivalents, sont en voie de clivage à l'équateur du fuseau (1), ou clivés et en voie de dissociation (2). — 3 et 4. Mitoses homéotypiques. Les 11 chromosomes provenant de la dissociation des bivalents ont été clivés et sont réunis aux pôles ; les 10 chromosomes provenant de la division des univalents ne sont pas clivés et sont répartis,au hasard, entre les pôles. Dans les schémas 2 et 4, les dérivés des bivalents sont figurés en blanc, les dérivés des univalents en noir (d'après Ljungdahl, 1922).

bution des chromosomes ; ainsi Goodspeed a vu, chez l'hybride *N. tabacum* × *N. silvestris*, que les deux fuseaux homéotypiques contigus peuvent se confondre ; deux stocks chromosomiques se trouvent ainsi réunis à chaque pôle, puis groupés dans deux noyaux-fils ; chacun de ceux-ci contiendra, par conséquent, 24 chromosomes provenant des bivalents avec, en plus, un nombre indéterminé d'éléments résultant de la division des univalents.

Un exemple de la *deuxième modalité* annoncée plus haut est celui de

l'hybride *Papaver somniferum* (11 chrom.) × *P. orientale* (21 chrom.), étudié par Mlle Ljungdahl ; à la diacinèse, les 32 chromosomes de l'hybride sont répartis en 11 gemini et 10 univalents ; les premiers se disposent en plaque équatoriale et sont régulièrement dissociés ; à l'anaphase, tandis que les partenaires de ces gemini, séparés, montent vers les pôles, les univalents se disposent dans la région équatoriale du fuseau et y sont clivés ; leurs moitiés se séparent et se dirigent ensuite, sans ordre, vers les pôles opposés (fig. 436, *1*, *2*). Les moitiés résultant du clivage des

Fig. 437. — 1 à 4, mitose hétérotypique chez *Triticum vulgare* : 21 gemini (1) sont dissociés (2) et les partenaires ainsi séparés subissent le clivage anaphasique (3), puis vont se tasser aux pôles (4). — 5 à 7, mitose hétérotypique chez l'hybride *T. vulgare* × *T. durum* : 14 gemini et 7 univalents (la distinction entre les gemini, semblables à ceux de *T. vulgare*, et les univalents, est facile dans la fig. 5) sont insérés au fuseau (6) ; les gemini sont dissociés et leurs partenaires vont se grouper aux pôles où on les voit clivés (clivage anaphasique, 7) ; les univalents, retardataires, se divisent alors à l'équateur du fuseau (7) ; puis leurs moitiés se séparent et vont rejoindre, aux pôles, les autres chromosomes ; 8, mitoses homéotypiques (d'après Sax, 1922).

univalents réapparaissent à la prophase de la seconde mitose ; mais ils ne sont plus divisés à nouveau et *sont alors répartis, au hasard, entre les pôles de ces deuxièmes fuseaux* (fig. 436, *3*, *4*).

Tel est, du moins le type de méiose normalement réalisé chez cet hybride ; mais, parfois, de singulières anomalies se produisent ; il peut arriver, par exemple, que les deux fuseaux de la mitose homéotypique se confondent, comme chez l'hybride de *Nicotiana* étudié par Goodspeed, en un seul ; mais on peut observer aussi une confluence des deux noyaux résultant de la mitose hétérotypique, après quoi le noyau de fusion se divise : unique mitose homéotypique présentant évidemment des dimensions très élevées. Dans les deux cas, la seconde mitose conduit à la formation de deux

noyaux contenant chacun deux fois plus de chromosomes, approximativement, que n'en contient chaque noyau d'une tétrade normale ; deux gros grains de pollen (diade) peuvent ainsi se former, éventuellement, à partir de la cellule-mère.

La même modalité — clivage des univalents à la première mitose ; répartition, au hasard, de leurs moitiés, à la deuxième mitose — a été observée chez beaucoup d'autres hybrides et, notamment, chez les hybrides de *Triticum*, objet des belles recherches de Sax ; la figure 437, où la division de univalents au fuseau de la première mitose, est visible avec beaucoup de netteté, se rapporte à l'hybride *Triticum vulgare* (21 chrom.) × *T. durum* (14 chrom.) ; on voit aussi que chaque partenaire des bivalents, arrivant au pôle, a subi le clivage anaphasique régulier.

Les deux modalités distinguées dans les descriptions qui précèdent sont très voisines l'une de l'autre : il importe peu, en effet, que le clivage des univalents ait lieu à la première ou la seconde mitose puisque, finalement, la distribution de ces éléments entre les quatre noyaux de la tétrade est toujours réglée par le hasard. Cette distribution au hasard des univalents, les anomalies qui l'accompagnent ou en résultent : rejet de chromosomes dans le cytoplasma et formation de caryomérites, puis de grains de pollen, c'est-à-dire de tétraspores, à plusieurs noyaux inégaux, parfois de plus de quatre grains de pollen à partir d'une cellule-mère ; surtout, grandes inégalités dans la quantité de chromatine affectée aux diverses tétraspores ; enfin, l'appariement, sans doute par allosyndèse, des chromosomes d'origine différente, tels sont les traits essentiels de ce deuxième type de méiose.

III. — Un troisième type de méiose a été observé, jusqu'à présent, chez le seul hybride *Crepis setosa* (4 chrom.) × *Cr. biennis* (20 chrom.), étudié par Collins et Mann (1923) ; il présente les caractères suivants : *à la diacinèse, sont formés dix gemini* et quatre univalents ; les gemini sont dissociés régulièrement ; les univalents sont entraînés, au hasard, vers l'un et l'autre des pôles ; les auteurs ne donnent d'indications ni quant au clivage de ces univalents, ni quant à la deuxième mitose. Il semble bien que les gemini soient formés, ici, par appariement des chromosomes composant le stock haploïde de *Cr. biennis*, c'est-à-dire *par autosyndèse exclusivement*. Ce type de méiose, encore mal connu, paraît, jusqu'à présent, être tout à fait exceptionnel.

IV. — Le quatrième type de méiose est marqué par une tendance beaucoup plus accentuée à l'asyndèse, c'est-à-dire à l'affaiblissement des affinités que traduit la formation de gemini : des gemini apparaissent encore à la diacinèse ; mais *leur nombre est moins élevé que celui des chromosomes délivrés par l'une et l'autre espèce parents* ; quelques chromosomes seulement se sont appariés, sans doute par allosyndèse ; les autres restent isolément dispersés.

Dans quelques hybrides, cet affaiblissement de l'allosyndèse est encore à peine indiqué. Chez l'hybride *Verbascum blattaria* (15 chrom.) × *Celsia*

bugulifolia (17 chrom.), étudié par Håkansson, hybride qui possède 32 chromosomes, il se forme parfois, par allosyndèse complète, 15 gemini, mais, parfois aussi, 12 gemini seulement ; et chez l'hybride *Verbascum phœniceum* × *V. pyramidatum*, espèces possédant cependant toutes deux 16 chromosomes, il arrive fréquemment que 15, ou même 14 bivalents seulement, avec 2 ou 4 univalents, soient formés à la méiose. Chez d'autres hybrides, cette tendance à l'asyndèse est, au contraire, extrêmement marquée : tel est le cas, par exemple, de l'hybride *Papaver atlanticum* (7 chrom.) × *P. dubium* (14 chrom.), étudié par Mlle Ljungdahl. Cet hybride possède 21 chromosomes, mais ne forme, à la diacinèse, que de 1 à 3 gemini, à côté de 19 ou 15 univalents ; les gemini sont normalement dissociés, les univalents entraînés au hasard vers les pôles ; de très nombreuses irrégularités se produisent dans cette distribution, irrégularités conduisant souvent à la formation de petits noyaux surnuméraires : il peut même arriver que la première division avorte, alors que tous les chromosomes sont épars sur le fuseau ; celui-ci disparaît, tandis qu'une membrane se forme autour de l'ensemble chromosomique, délimitant ainsi un gros noyau ; bientôt, ce noyau entre en division (division homéotypique) ; les nombreux chromosomes sont clivés et répartis entre les pôles ; ainsi naît une diade dont chaque noyau contient le nombre chromosomique diploïde de l'hybride. Cette tendance très accentuée vers l'asyndèse a été retrouvée chez plusieurs autres hybrides : chez l'hybride *Papaver somniferum* (11 chrom.) × *P. nudicaule* (7 chrom.) qui possède 18 chromosomes et forme, à la diacinèse, d'après Yasui, de 3 à 4 gemini et de 12 à 10 univalents ; chez l'hybride *Aegilops cylindrica* (14 chrom.) × *Triticum vulgare* (21 chrom.), qui possède 35 chromosomes et forme à la diacinèse, selon K. Sax et H. J. Sax, 7 gemini seulement. On pourrait citer une dizaine d'exemples analogues se rapportant à des croisements très divers.

V. — Enfin, on distinguera un dernier type de méiose caractérisé par une totale disparition des affinités entre chromosomes : *la prophase hétérotypique aboutit exclusivement à la formation d'univalents* ; l'asyndèse est intégrale.

Telle est, par exemple, la méiose dans les cellules-mères du pollen de l'hybride *Crepis setosa* (4 chrom.) × *Crepis capillaris* (3 chrom.), étudié par Collins et Mann (1923). A la prophase hétérotypique, les 7 chromosomes qui constituent le stock diploïde de cet hybride restent dispersés dans la cavité nucléaire (fig. 438) ; la première mitose est extrêmement désordonnée : les chromosomes, le plus souvent demeurés indivis, sont répartis en un nombre variable de groupes grands ou petits, dispersés dans la cellule-mère, et dont chacun se transforme ensuite en un noyau de volume correspondant. La mitose homéotypique n'a lieu que si les chromosomes ont été partagés en deux groupes approximativement égaux ; elle s'effectue alors sans anomalies notables. Dans tous les cas, le cytoplasma est clivé à quelque distance de chaque noyau, et la formation de groupes de deux, trois, quatre, cinq, plus rarement six grains de pollen est la conséquence des irrégularités mitotiques que l'on vient d'indiquer. Il est

facile de prévoir — et l'expérience permet de vérifier — que seuls pourront être fertiles les grains de pollen dont le noyau renfermera une quantité de chromatine équivalant à trois chromosomes au moins.

Dans l'hybride *Nicotiana Bigelovii* (24 chromosomes) × *Nicotiana suaveolens* (16 chromosomes), étudié par Goodspeed et Clausen, la prophase hétérotypique est également marquée par une asyndèse totale : les 40 chromosomes sont dispersés dans la cavité nucléaire. A l'anaphase, ces chromosomes sont séparés, au hasard, en deux lots, soit égaux, (20 + 20 chromosomes), soit très inégaux (26 + 14 chromosomes, par exemple) ; parfois, même, 39 chromosomes vont ensemble à un pôle, alors qu'un seul est affecté au pôle contraire. Des grains de pollen de dimensions très différentes, nains ou volumineux suivant la quantité de chromatine contenue dans leur noyau, sont ainsi formés.

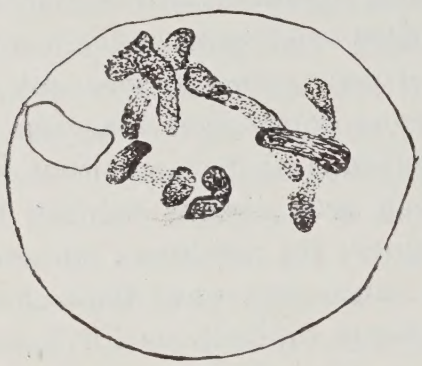


Fig. 438. — Diacinèse chez l'hybride *C. setosa* × *C. capillaris* ; les sept chromosomes sont dispersés, sans former de gemini dans la cavité nucléaire ; le nucléole est représenté par son contour (d'après Collins et Mann, 1923).

Allosyndèse et autosyndèse simultanées et complètes ; allosyndèse ou autosyndèses exclusives et complètes ; syndèse affaiblie ; asyndèse, telles sont, en définitive, les quatre grandes modalités auxquelles paraissent correspondre les divers types de méiose que l'on vient de décrire. Ainsi ordonnés, ces divers types constituent une série dans laquelle les anomalies du jeu chromosomique vont s'accentuant progressivement. Il importe de remarquer qu'une telle sériation, commode pour la clarté de l'exposé, ne présente pas de signification physiologique évidente. Certains hybrides dont tous les chromosomes, délivrés en nombre égal ou inégal par chacun des parents, se disposent en gemini à la diacinèse, sont absolument stériles (*Mirabilis Jalapa* × *M. tubiflora* ; *Digitalis lanata* × *D. micrantha*, etc...) ; par contre, d'autres hybrides avec asyndèse totale sont partiellement fertiles (*Crepis setosa* × *C. capillaris*, par exemple) ; Karpetchenko a montré que, dans l'hybride intergénérique stérile *Raphanus sativus* (9 chrom.) × *Brassica oleracea* (9 chrom.), l'asyndèse avec toutes les irrégularités qui en découlent, est la règle dans les cellules-mères du pollen, tandis que 9 gemini sont formés dans la cellule-mère du sac embryonnaire. Le profond trouble fonctionnel dont la stérilité est l'expression est donc loin d'être en rapport étroit et constant avec les caractères normaux ou anormaux de la prophase hétérotypique ; aussi est-il indispensable d'être prudent dans l'interprétation physiologique ou génétique des phénomènes de syndèse ou d'asyndèse.

Il faut ensuite insister sur les notions d'allosyndèse et d'autosyndèse. Ces notions paraissent correspondre à des réalités. En effet, lorsque les chromosomes en nombre pair d'un hybride se disposent en autant de gemini que de chromosomes délivrés par le parent qui en possédait le nombre le

moins élevé, il est difficile de voir là un effet du hasard ; si les appariements étaient laissés au hasard, le nombre de gemini ne serait pas aussi précisément fixé ; d'autres faits, dont certains, même, sont d'ordre expérimental, ceux par exemple, qui seront rapportés plus loin à propos de *Nicotiana digluta* (p. 964), constituent des arguments dans le même sens. Le cas d'autosyndèse exclusive observé chez *Crepis setosa* × *biennis* paraît également correspondre à certaines propriétés bien définies des chromosomes mêlés dans l'hybride : Collins et Mann y voient la preuve de la nature polyploïde de *Crepis biennis*. Tous ces faits pourront être rapprochés de ceux qui seront relatés plus loin concernant les hybrides stabilisés par un redoublement du nombre de leurs chromosomes : tous concourent, en effet, pour indiquer que les affinités réciproques des chromosomes ne sont pas quelconques et obéissent à certaines règles. Mais il ne paraît guère possible, dans l'état actuel des faits acquis, de formuler celles-ci avec précision, et, ici encore, beaucoup de prudence est nécessaire dans les interprétations.

Il faut, enfin, — et c'est, peut-être, la seule conclusion sûre et générale à tirer, dans l'état actuel des connaissances, de l'étude précédente, il faut souligner que la méiose des hybrides, troublée par les différences qualitatives et quantitatives entre les chromosomes en présence, comporte très souvent des irrégularités nombreuses, dues surtout à la distribution, au hasard, des chromosomes restés sans partenaires, au rejet possible de certains d'entre eux dans le cytoplasma, à la fusion de noyaux en caryocinèse, à l'avortement d'une mitose. Ainsi sont formées des tétraspores, puis — si ces tétraspores sont viables — des gamétophytes contenant des quantités très différentes de chromatine ; on conçoit que, dans beaucoup de tétraspores, cette quantité soit insuffisante pour permettre à la cellule de survivre, et il faut certainement voir là une des causes des avortements si nombreux de grains de pollen et d'ovules, c'est-à-dire du haut degré de stérilité caractérisant de nombreux hybrides interspécifiques. Quand ces hybrides sont fertiles, au moins partiellement, le nombre des combinaisons chromosomiques pouvant résulter de l'union, entre eux ou avec des gamètes normaux, de gamètes aussi variés, sera donc plus élevé encore ; et l'on n'a pas manqué d'apercevoir un lien entre cette diversité cytologique et le polymorphisme morphologique des individus de la deuxième génération (cf. p. 950).

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET DISPOSITIFS CHROMOSOMIQUES CHEZ LES HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES DES DIVERSES GÉNÉRATIONS.

Les faits dans lesquels on a voulu voir une indication de l'existence de rapports entre les caractères génétiques, c'est-à-dire morphologiques, et les dispositifs chromosomiques, chez les hybrides des deuxième et troisième

générations — les croisements n'ont généralement pas été suivis beaucoup plus loin — sont, en apparence, si différents les uns des autres, qu'il n'est pas possible d'en donner une description d'ensemble. On ne fera donc qu'indiquer ici divers exemples choisis parmi ceux pouvant être considérés comme les plus significatifs ; on recherchera ensuite s'il est possible d'en dégager quelques conclusions générales.

I. — Collins et Mann (1923, cf. aussi Babcock, 1924) ayant croisé *Crepis setosa*, qui possède huit chromosomes, avec *Crepis capillaris*, qui en possède six, obtinrent un hybride à 7 chromosomes (4 + 3) dont la méiose est caractérisée par une asyndèse complète, avec toutes les irrégularités qui en résultent (cf. p. 957). Cet hybride forme quelques grains de pollen et aussi quelques ovules fertiles, car il a pu être fécondé, avec succès, par le pollen de nouveaux *Crepis setosa* ; quelques graines ont été ainsi obtenues, desquelles ont germé cinq plantes dont une contenait 7, deux autres 8, et deux autres enfin 10 chromosomes ; les gamètes mâles de *C. setosa* possédant 4 chromosomes, il résulte de ces nombres que les gamètes femelles féconds de l'hybride devaient renfermer au moins 3 chromosomes, et parfois 4 ou 6, fait prévisible *a priori*. Or, voici quels étaient les caractères morphologiques de ces plantes de deuxième génération ; la plante à 7 chromosomes rappelait beaucoup les hybrides de première génération, eux aussi contenant 7 chromosomes ; les deux plantes à 8 chromosomes étaient, par contre, étroitement semblables à des individus normaux de *Crepis setosa*, espèce précisément à 8 chromosomes ; l'une d'elles a fleuri en produisant des grains de pollen et des ovules fertiles et la méiose dans les cellules-mères du pollen présentait les mêmes caractères que la méiose de *C. setosa* pur, avec formation régulière de 4 gemini ; cytologiquement et morphologiquement, cette plante était donc un *Crepis setosa* normal ; enfin, les plantes à 10 chromosomes, très semblables l'une à l'autre réalisaient un type morphologique nouveau. L'intérêt de cette expérience, obscure et incomplète à tant d'égards, comme la plupart des expériences de ce genre, réside surtout dans la reconstitution d'un *Crepis setosa* typique, par réunion d'un spermatozoïde normal de cette espèce avec une oosphère ayant reçu, au hasard de la méiose irrégulière de l'hybride, les quatre chromosomes constituant le stock haploïde de cette même espèce.

II. — Plus récemment, M. Navachine a signalé un fait analogue : ayant réalisé le croisement *Crepis tectorum* (4 chrom.) × *C. alpina* (5 chrom.), ce savant obtint un hybride à 9 chromosomes, qui fut librement fécondé par du pollen des deux parents ; la descendance de cet hybride était composée par une plante de même aspect que lui, contenant le même nombre de chromosomes et paraissant être un hybride de même constitution, une plante semblable à *Crepis tectorum*, enfin, une plante identique à *Crepis alpina*, possédant, comme cette espèce, 10 chromosomes et formant, à la diacinèse, cinq gemini très régulièrement dissociés ; c'est là, semble-t-il, un nouveau cas de reconstitution, par la réunion fortuite de deux stocks

haploïdes identiques, de l'espèce correspondante ; mais NAVACHINE insiste sur ce fait que, lors du premier croisement, *Crepis alpina* était père ; l'hybride contenait, par conséquent, un stock haploïde de *C. alpina* dans du cytoplasma de *C. tectorum* ; lors du deuxième croisement, cet hybride était mère et l'individu de *C. alpina* reconstitué doit contenir, par conséquent, deux stocks haploïdes de cette espèce *dans du cytoplasma* de *Crepis tectorum*; cet individu représenterait donc, pour l'auteur russe, un véritable hybride mérogonique (1). Cette conclusion est évidemment dépourvue de rigueur car NAVACHINE n'a pas prouvé que du cytoplasma de *C. alpina*, entourant le noyau ♂, ou même apporté en plus grande abondance par le tube pollinique, n'a pas pénétré dans l'oosphère.

III. — Les recherches de YASUI sur le croisement *Papaver somniferum*, var. *glabrum* × *P. nudicaule* ont mis en évidence des phénomènes que l'on a considérés comme parmi les plus démonstratifs du rôle des chromosomes dans la réalisation des caractères morphologiques de l'espèce. *Papaver somniferum* possède 22 chromosomes (2 *n*) et des fleurs colorées en rose ou en pourpre par un pigment anthocyanique ; *P. nudicaule* 14 chromosomes et des fleurs de teinte orangée, colorées par un carotinoïde. L'hybride de première génération produit des fleurs orangées, comme le père. Cet hybride est fécondé par du pollen de *P. somniferum* ; on obtient de nombreuses graines fertiles, et la deuxième génération qui en dérive forme encore des fleurs orangées, sauf un seul individu à fleurs pourprées. Enfin, ces plantes de seconde génération, autofécondées, donnent naissance à une troisième génération, toute différente des deux premières : presque tous les individus qui la composent possèdent des fleurs roses ou pourpres ; six individus seulement présentent des fleurs orangées. Du point de vue génétique, par conséquent, ce croisement est caractérisé par une tendance marquée à l'élimination du caractère dominant hérité de *P. nudicaule*. Quels sont les processus cytologiques concomitants ? L'hybride de première génération possède 18 chromosomes et forme, à la diacinèse, 3 ou 4 bivalents, à côté de 12 à 10 univalents (cf. p. 957). Trois plantes de la deuxième génération ont été examinées cytologiquement : toutes ont présenté, à la diacinèse, 11 bivalents et respectivement 7, 6 et 5 univalents, soit 27, 28 ou 29 chromosomes en tout ; or, le pollen de *P. somniferum*, père de ces plantes de seconde génération, n'avait apporté que 11 chromosomes ; il en résulte que les oosphères renfermaient, avant fécondation, de 16 à 18 chro-

1. Yves DELAGE a créé le nom de *mérogonie* pour désigner le phénomène du développement en embryon d'un fragment d'œuf, privé par divers artifices expérimentaux de toute trace de pronucléus femelle, puis fécondé par un spermatozoïde ; l'embryon, mérogonique contient, par conséquent, dans un cytoplasma provenant de la mère, de la chromatine provenant exclusivement du père. BOVERI a tenté d'obtenir des hybrides mérogoniques en fécondant des fragments anucléés d'œufs d'Oursin, *Parechinus microtuberculatus*, avec du sperme d'un autre Oursin, *Sphaerechinus granularis* ; mais cette tentative n'a pas donné de résultats décisifs: quand le fragment d'œuf, en effet, est sûrement dépourvu de substance nucléaire, la fécondation par le spermatozoïde étranger ne détermine qu'un développement très court, n'atteignant jamais le stade (stade *pluteus*) auquel deviennent distinctes l'une de l'autre les deux espèces voisines.

mosomes, soit tous ou presque tous les chromosomes de l'hybride-mère, donc 7 chromosomes environ provenant de *P. nudicaule*, et Yasui n'est pas éloigné de penser que ces derniers constituent précisément les 5, 6 ou 7 univalents observés lors de la méiose des plantes de seconde génération ; les 11 bivalents correspondraient alors au stock diploïde reconstitué de *P. somniferum*. — Or, les individus de la troisième génération présentaient, eux aussi, à la diacinèse, 11 bivalents, mais de 2 à 4 univalents seulement. Si l'on admet que, à partir de la seconde génération, ces univalents représentent des chromosomes de *P. nudicaule*, on peut conclure que le croisement est caractérisé par une tendance à l'élimination des chromosomes hérités de cette espèce. Le parallélisme avec la tendance à l'élimination d'un caractère dominant hérité de la même espèce ne pouvait manquer d'être aperçu et l'on trouve, ici, un nouvel exemple de retour, à la troisième génération, au type du parent dont les grains de pollen ont été utilisés pour féconder l'hybride de première génération.

IV. — Les travaux de Karpetchenko sur l'hybride intergénérique *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea* ont obtenu des résultats très intéressants au point de vue envisagé ici. Ces deux espèces possèdent, l'une et l'autre, 18 chromosomes ; l'hybride possède aussi, par conséquent, 18 chromosomes, 9 hérités de *Raphanus* et 9 de *Brassica*. Or, du point de vue morphologique, il est remarquablement intermédiaire entre ses parents : la silique de *Raphanus*, courte et renflée, est grossièrement divisée, par des constriction, en articles transversaux indéhiscents (fig. 439, A) ; la silique de *Brassica*, allongée et svelte, (fig. 439, B) est déhiscente en deux valves séparées par une cloison, comme chez la plupart des autres Crucifères ; la silique de l'hybride est déhiscente et construite somme une silique de *Brassica* sur ca moitié inférieure ; sur sa moitié supérieure, elle est renflée et indéhiscente comme la silique de *Raphanus* ; mais elle reste très petite (fig. 439, C). Cet hybride fut, en effet, absolument stérile pendant la première année : dans le noyau des cellules-mères, à la diacinèse, les chromosomes sont dispersés ; l'asyndèse est absolue, et les tétraspores, très irrégulièrement formées, ne sont pas viables. A la deuxième année, par contre, quelques hybrides (19 sur 123) produisirent, par autofécondation, des graines qui donnèrent naissance à de nouveaux hybrides, mais, cette fois, régulièrement fertiles et possédant des siliques extrêmement volumineuses, toujours intermédiaires, d'ailleurs, entre le type *Raphanus* et le type *Brassica* (fig. 439, E) Ces plantes fertiles possédaient 36 chromosomes, c'est-à-dire deux fois le nombre chromosomique des hybrides normaux ; à la diacinèse, ils formaient 18 gemini très régulièrement dissociés. Karpetchenko admet que cette forme tétraploïde fertile est née de l'union de deux gamètes diploïdes ; en effet, la formation de tels gamètes a été *directement observée* : comme chez l'hybride *Papaver atlanticum* × *dubium*, il arrive, chez l'hybride *Raphanus* × *Brassica* de première génération, que la première division réductrice avorte alors que les 18 chromosomes sont épars sur le fuseau ; celui-ci disparaît, tandis qu'une mem-

brane se forme, délimitant un gros noyau, lequel ne tardera pas à subir une division équationnelle banale ; ainsi naîtront deux tétraspores, donc des gamétophytes et des gamètes à 18 chromosomes. De tels gamètes peuvent, non seulement s'unir entre eux en formant un œuf duquel sortira une plante à 36 chromosomes, mais encore s'unir avec des gamètes normaux à 9 chromosomes, de l'un des parents : c'est ainsi qu'en fécondant, au moyen du pollen de *Raphanus*, des hybrides fertiles de première génération, KARPETCHENKO a obtenu des plantes triploïdes, comprenant 27 chromosomes : 18 de *Raphanus* et 9 de *Brassica* ; or, du point de vue morphologique — et c'est là un fait qui paraît très remarquable — ces triploïdes sont *Raphanus* pour les deux tiers, *Brassica* pour un tiers : leur silique est, sur les deux tiers supérieurs, boursouflée et indéhiscente comme celle du Radis, sur le tiers inférieur amincie et déhiscente comme celle du Chou (fig. 439, D). Par contre, un hybride fertile de première génération ne peut pas être fécondé par des gamètes de *Brassica*. Ces recherches de KARPETCHENKO sont intéressantes en raison des rapports manifestes constatés entre la morphologie externe et la composition chromosomique et aussi parce qu'elles montrent comment peut être créée, par hybridation, puis redoublement du nombre des chromosomes, une plante fertile inconnue jusqu'alors, véritable espèce nouvelle.

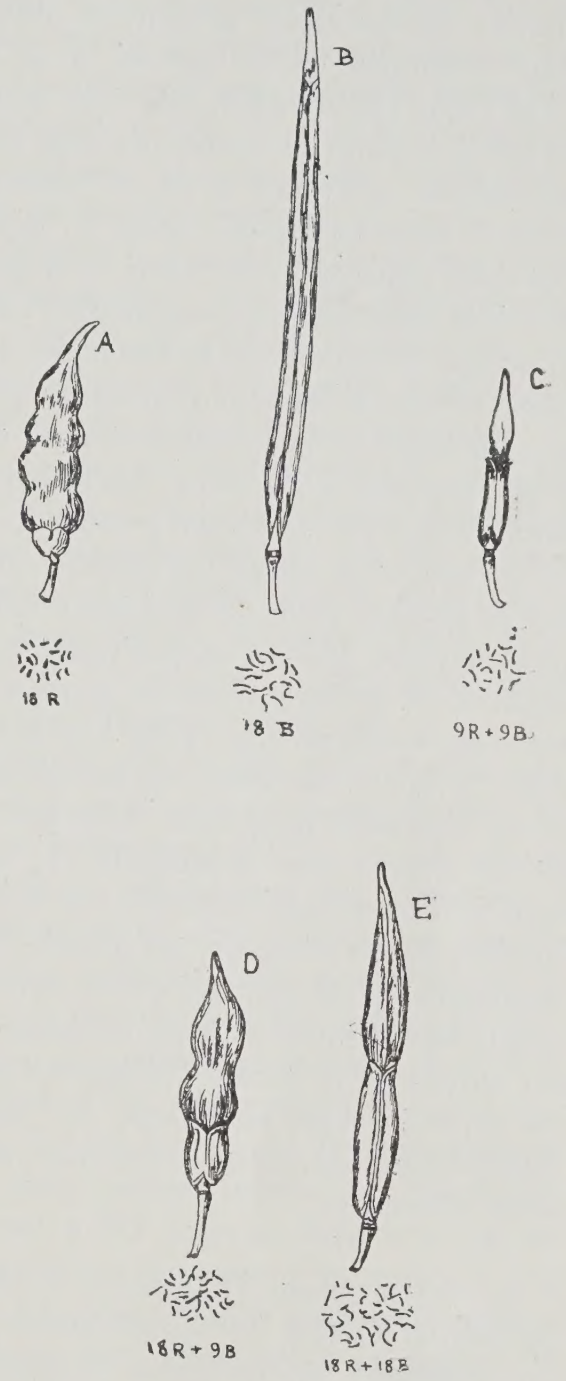


FIG. 439. — A, Silique de *Raphanus sativus*. — B, Silique de *Brassica oleracea*. — C, Silique de l'hybride de première génération *R. sativus* × *B. oleracea*. — D, Silique d'un individu triploïde résultant du croisement F_1 × *Raphanus*. — E, Silique d'un individu tétraploïde de deuxième génération (d'après KARPETCHENKO 1927).

V. — Plus récemment, R. E. CLAUSEN a obtenu une création analogue au cours de ses recherches sur les hybrides interspécifiques dans le genre *Nicotiana*. L'hybride *Nicotiana glutinosa* (12 chrom.) × *N. tabacum* (24 chr.) est stérile ; exceptionnellement, toutefois, un des individus étudiés par CLAUSEN et GOODSPEED

s'est révélé partiellement fertile et a permis d'obtenir une deuxième génération composée de plantes fertiles et assez semblables à *N. glutinosa*, bien que présentant des caractères morphologiques nouveaux ; or, ces plantes de deuxième génération possédaient 72 chromosomes, régulièrement ordonnés en 36 gemini à la diacinèse ; il s'agissait donc encore d'individus tétraploïdes, nés, sans doute, de la fusion de gamètes diploïdes formés à la suite de l'anomalie déjà signalée (pp. 957 et 962). Pour désigner ces formes nouvelles à 72 chromosomes, R. E. Clausen a créé le binôme *Nicotiana digluta*. Mais *N. digluta*, peut être fécondé par du pollen des deux espèces ayant servi de départ : *N. glutinosa* et *N. tabacum*. Les hybrides résultant du croisement *N. digluta* × *glutinosa* possèdent 48 chromosomes et forment, à la diacinèse, 12 bivalents et 36 univalents : tout se passe comme si les 12 chromosomes provenant du gamète mâle de *glutinosa* se couplaient avec 12 chromosomes de même provenance présents dans le stock haploïde de *digluta* ; inversement, les hybrides résultant du croisement *N. digluta* × *tabacum* possèdent 60 chromosomes, groupés à la diacinèse en 24 gemini et en 12 univalents, comme si les 24 chromosomes apportés par le gamète mâle de *tabacum* retrouvaient 24 homologues déjà présents dans *digluta*. De ces dispositions, Clausen infère que *Nicotiana digluta* contient un stock diploïde de *glutinosa*, uni à un stock diploïde de *tabacum* ; cette espèce serait donc, pour l'auteur américain, une espèce « synthétique », créée à partir des stocks haploïdes de *tabacum* et de *glutinosa*, au moyen d'une anomalie méiotique doublant le nombre des chromosomes. Les faits de cet ordre, assez nombreux (1), sont peut être moins significatifs que ceux découlant des recherches de Karpetchenko ; toutefois, on peut, à la lumière de ces derniers, les prendre en considération ; les uns et les autres concourent pour suggérer que certaines anomalies de la méiose des hybrides, anomalies conduisant à un doublement du nombre des chromosomes, sont un moyen de production d'espèces nouvelles ; aussi a-t-il paru intéressant de dépister, dans la nature, des indices de semblables phénomènes : les paragraphes suivants indiqueront deux exemples de résultats acquis dans cette direction.

V. — Les genres *Triticum* et *Aegilops* sont extrêmement voisins ; *Aegilops cylindrica* possède 14 chromosomes (2 *n*) ; *Aegilops ovata* et *Ae. ventricosa* en possèdent 28. Le genre *Triticum* peut être très naturellement divisé sur la base de critériums les plus divers, en trois sections : la première est

1. En voici un autre exemple : l'hybride *Primula verticillata* × *P. floribunda*, espèces à 9 chromosomes (nombre haploïde) chacune, possède 18 chromosomes ; il est stérile ; mais on voit apparaître rarement, sur ces plantes stériles, des rameaux à 36 chromosomes, donc tétraploïdes, et qui produisent des fleurs avec des graines fertiles ; celles-ci sont l'origine de la plante horticole bien connue *Primula Kewensis*. Il semble que l'anomalie à laquelle est dû le doublement du nombre des chromosomes ait lieu, ici, dans les cellules embryonnaires constituant le bourgeon dont sortira le futur rameau tétraploïde (mutation de bourgeons) ; la nature de cette anomalie n'est pas connue : on suppose que chacun des 18 chromosomes primitifs s'est partagé en deux moitiés, celles-ci se trouvant ensuite réunies dans un même noyau ; selon Farmer et Digby, les chromosomes de *P. Kewensis* sont, en effet, deux fois plus petits, approximativement, que les chromosomes de l'hybride.

représentée par la seule espèce *Triticum monococcum*, caractérisée par la présence d'une seule graine dans chaque épillet ; la seconde comprend les Blés à épis garnis d'arêtes longues et aiguës: *Tr. durum*, *Tr. turgidum*, *Tr. polonicum* et *Tr. dicoccum*; enfin, la troisième comprend les Blés à arêtes courtes et obtuses : *Tr. vulgare*, *Tr. compactum*, *Tr. spelta* et leurs nombreuses variétés ; or, *Tr. monococcum* possède 14 chromosomes (nombre diploïde) ; les Blés de la deuxième section en possèdent 28 : on peut les considérer comme tétraploïdes ; ceux de la troisième section, enfin, contiennent 42 chromosomes, c'est-à-dire six fois le nombre haploïde le moins élevé connu dans le genre : on les dira *hexaploïdes*. Les nombres chromosomiques des diverses espèces de *Triticum* forment donc une série régulièrement croissante comprenant des multiples entiers du nombre 7, spécifique du gamétophyte de *Tr. monococcum* ; ce nombre est dit *nombre fondamental* du genre (Winge) et la série des nombres chromosomiques multiples de 7 : 14, 28, 42, est appelée *euploïde* (Täckholm) ou *orthoploïde* (cf., p. 236), ou *artioploïde* (Jeffrey, 1925). Un grand nombre d'hybrides interspécifiques de *Triticum* ou intergénériques *Triticum-Aegilops* ont été obtenus et étudiés aux points de vue cytologique et génétique par K. Sax (1922), K. Sax et Gaines, K. Sax et H. J. Sax (1924), Kihara (1919, 1921, 1924, 1925, 1931), Malinowski, (1926), Thompson (1922, 1925, 1926, 1927. 1928), Kagawa (1926, 1927, 1928), Bleier (1930), etc....

Les hybrides entre espèces de même section, c'est-à-dire entre espèces possédant le même nombre de chromosomes, sont plus ou moins fertiles ; ils forment, au moment de la prophase hétérotypique, 14 ou 21 gemini qui sont ensuite normalement dissociés ; la ségrégation des caractères a lieu, aux générations suivantes, conformément aux statistiques mendéliennes ; en d'autres termes, les diverses espèces d'une même section se comportent plutôt comme des formes ou des variétés que comme de véritables espèces ; c'est l'idée qu'exprime un spécialiste tel que Kajanus, (1927) lorsqu'il affirme que tous les Blés à 28 chromosomes correspondent à une seule espèce pour laquelle il crée le nom de *Tr. acuminatum*, tous les Blés à 42 chromosomes à une autre unique espèce, *Tr. obtusatum*.

Les hybrides entre espèces appartenant à des sections différentes, ou les *hybrides intergénériques*, se comportent d'une manière tout autre : leur fertilité est, pour le moins, très faible et la plupart sont stériles ; la méiose y comporte des anomalies très accusées, avec allosyndèse exclusive (cf. p. 956), tendance à l'asyndèse (cf. p. 957) ou même asyndèse totale ; aux générations suivantes, enfin, la ségrégation des caractères et le retour au type des parents présentent d'innombrables irrégularités et ne sont en rien conformes aux règles mendéliennes ; ces particularités sont évidemment en rapport avec un certain défaut d'affinités entre les espèces en question ; mais ce défaut est plus ou moins accentué suivant les espèces et la considération des processus méiotiques conduit à établir les catégories suivantes.

a) Les croisements entre espèces appartenant à des sections voisines du genre *Triticum* produisent des hybrides formant à la diacinèse autant de couples qu'il existe de chromosomes dans le stock haploïde le moins nom-

breux ; par exemple, l'hybride *Triticum monococcum* (7 chrom.) × *Tr. turgidum* (14 chrom.) possède 21 chromosomes et présente, à la diacinèse, 7 gemini et 7 univalents ; l'hybride *Triticum durum* (14 chrom.) × *Tr. vulgare* (21 chrom.) possède 35 chromosomes et présente, à la diacinèse, 14 gemini et 7 univalents. Dans les croisements de cette catégorie, le nombre des univalents formés à la diacinèse est donc toujours de 7.

b) Les croisements entre espèces appartenant à deux sections extrêmes du genre *Triticum*, ou entre Blés de la dernière section (à 42 chromosomes), et *Aegilops* produisent des hybrides dont la méiose est caractérisée par une forte tendance à l'asyndèse : des gemini sont encore généralement formés à la diacinèse ; mais ils sont, au plus, deux fois moins nombreux que les chromosomes du stock haploïde le plus petit. Par exemple, l'hybride *Triticum vulgare* (21 chrom.) × *Aegilops cylindrica* (14 chrom.) possède 35 chromosomes et présente, à la diacinèse, 7 gemini et 21 univalents ; mais l'hybride *Tr. monococcum* (7 chrom.) × *T. spelta* (21 chrom.), qui possède 28 chromosomes, ne forme pas plus de 5 bivalents à la diacinèse, avec le nombre complémentaire d'univalents.

c) Enfin, les croisements entre *Triticum* et *Secale*, ou entre *Aegilops* et espèces appartenant aux deux premières sections de *Triticum* produisent des hybrides stériles, dont la méiose est caractérisée par une asyndèse généralement totale. Par exemple, l'hybride *Triticum durum* × *Aegilops ovata* possède 28 chromosomes et ne forme pas de gemini à la diacinèse : les 28 chromosomes, épars sur le fuseau, sont distribués au hasard entre les pôles. Mais, ici encore, un doublement accidentel du nombre des chromosomes peut stabiliser l'hybride et en faire une nouveauté stable : Tschermak et Bleier ont isolé, parmi les nombreux individus stériles résultant de ce croisement, deux plantes se distinguant par une taille plus grande et une complète fertilité ; leurs descendants, identiques à elles-mêmes, possédaient 56 chromosomes, régulièrement répartis, à la diacinèse hétérotypique, en 28 gemini. Or, en croisant cette nouveauté stable, appelée *Aegilotricum*, avec *Ae. ovata* (*Ae. ovata* × *Aegilotricum*), Bleier obtint un hybride formant, à la diacinèse, 14 univalents et 14 bivalents ; ces derniers représentent évidemment 28 chromosomes d'*Ae. ovata*, dont 14 ont été apportés par le gamète ♀ d'*Ae. ovata* et 14 par le gamète ♂ d'*Aegilotricum* ; les 14 univalents sont les 14 chromosomes de *T. durum* apportés par le gamète ♂ d'*Aegilotricum*.

Tous ces faits ont été interprétés, par Thompson, de la manière suivante. Le stock chromosomique des diverses espèces de *Triticum* et d'*Aegilops* étant toujours divisible par 7, on peut admettre qu'il est formé de la réunion de deux ou de plusieurs groupes de sept chromosomes ou *septets* ; ces septets seraient différents par la nature des chromosomes entrant dans leur composition ; mais, dans le sporophyte de chaque espèce, un même septet existerait toujours à deux exemplaires, et les gemini seraient formés par l'accouplement des chromosomes appartenant à ces deux septets semblables. Ces prémisses posées, il est logique d'admettre que la formation de gemini chez un hybride implique la présence, chez ses parents, de septets

semblables ; la formation de sept gemini indique la présence d'un même septet dans chaque parent, la formation de quatorze gemini la présence de deux mêmes septets ; le défaut de gemini chez l'hybride implique, au contraire, l'absence de septets communs chez les parents. En désignant par les lettres AA, BB, CC, etc... les différents couples de septets existant dans les diverses espèces de *Triticum*, *Aegilops* et *Secale*, Thompson peut définir chaque groupe par les formules suivantes :

Triticum monococcum	14	chrom.	AA
IIe Section des *Triticum*	28	—	AA BB
IIIe Section des *Triticum*	42	—	AA BB CC
Ægilops (*ovata*).....	28	—	CC DD

Il reste maintenant à comparer ces données cytologiques et génétiques avec celles que l'on possède concernant l'histoire du genre *Triticum*. *T. monococcum* est incontestablement, d'après un grand nombre d'indices concordants, la plus ancienne espèce de Blé; elle existe encore, à l'état sauvage, en Asie mineure et en Palestine (Boissier, Aaronsohn), et l'on a démontré qu'elle était cultivée par l'Homme néolithique; *Tr. dicoccum* a été trouvé également à l'état sauvage en Palestine (Aaronsohn) et cette espèce — avec, sans doute, d'autres variétés tétraploïdes — était abondamment cultivée en Egypte, et, vraisemblablement aussi, en Chine, 30 ou 40 siècles avant J.-C. Les Blés sans arêtes, qui ne sont pas connus actuellement à l'état sauvage, étaient, d'ailleurs, déjà cultivés à cette époque reculée ; mais leurs variétés se sont considérablement multipliées depuis lors et ce sont actuellement les Blés préférés.Le Blé diploïde paraît donc être primitif : sont apparus ensuite les Blés tétraploïdes, puis les Blés hexaploïdes. Cette succession permet d'entrevoir la possibilité d'une origine hybride des Blés des deux dernières sections : les Blés tétraploïdes pourraient, en effet, dériver d'hybrides entre formes diploïdes, hybrides stabilisés et devenus fertiles par doublement du nombre des chromosomes ; quant aux Blés hexaploïdes, on peut concevoir à leur origine un hybride entre une forme tétraploïde et une forme diploïde, hybride également stabilisé par doublement du nombre chromosomique. Percival, remarquant qu'*Aegilops cylindrica* possède certains caractères absents dans les Blés durs, mais fréquents dans les Blés tendres, conclut que l'origine de ceux-ci doit être recherchée dans un croisement entre un *Aegilops* et un Blé dur; mais il est évidemment impossible, dans l'état actuel des connaissances, de prouver cette hypothèse, que les résultats des croisements rendent toutefois vraisemblable. L'étude du genre *Rosa*, qui fera l'objet du paragraphe suivant, montrera, d'une manière beaucoup plus certaine, comment l'hybridation suivie d'un doublement du nombre des chromosomes peut, dans la nature, donner naissance à des espèces nouvelles.

VI. — Considérées du point de vue du nombre de leurs chromosomes, les espèces du genre *Rosa* forment, comme l'ont montré les travaux fondamentaux de Täckholm, de Blackburn et Harrison et de Hurst, travaux

auxquels se réfère entièrement l'exposé suivant, une série euploïde avec 7 comme nombre fondamental ; les diverses valeurs de 2 *n* sont, en effet, pour l'ensemble du genre, 14, 21, 28, 35, 42 et 56 ; c'est-à-dire que certaines Roses sont diploïdes, d'autres triploïdes, tétraploïdes, pentaploïdes, hexaploïdes et, enfin, octoploïdes.

Du point de vue systématique, le genre *Rosa* est un des plus difficiles ; il est remarquable par un polymorphisme extrême, déconcertant pour les classificateurs auxquels il présente une multitude d'espèces critiques, changeant d'une localité à l'autre, et toujours renouvelées. On l'a divisé en plusieurs sections : l'une de celles-ci, la plus importante quant au nombre des espèces, celle des *Caninae* à laquelle appartiennent la majorité des Eglantiers d'Europe (*R. canina*, *R. pomifera*, *R. tomentosa*, *R. Jundzilli*, etc...), est particulièrement polymorphe : « one of the greatest puzzles to the taxonomist » (Blackburn) ; elle comprend des formes tétraploïdes, pentaploïdes et hexaploïdes. Les autres sections, sur les limites desquelles les systématiciens ne sont pas toujours d'accord, présentent une moins grande confusion ; elles comprennent des espèces diploïdes, triploïdes, tétraploïdes, hexaploïdes et exceptionnellement, octoploïdes (une forme de *R. acicularis* possède 56 chromosomes).

On peut, suivant les caractères de la méiose, faire deux parts très distinctes parmi toutes les espèces de ce genre. Chez la plupart des Roses n'appartenant pas à la section des *Caninae*, la réduction chromatique est normale : les chromosomes, toujours en nombre pair, se disposent, à la diacinèse, en gemini régulièrement dissociés. Chez les *Caninae*, au contraire, la réduction chromatique offre des caractères anormaux : les chromosomes, qu'ils soient en nombre pair ou impair, ne se disposent pas tous en gemini (fig. 440, *1* et *2*) ; les gemini ne sont jamais plus nombreux que 7 et les autres chromosomes forment le nombre complémentaire d'univalents (14, 21 ou 28) ; à la métaphase, les gemini sont dissociés et, tandis que leurs partenaires montent vers les pôles opposés, les univalents se groupent à l'équateur et se divisent (fig. 440, *3*, *4*, *6*) ; les moitiés résultant de ce clivage sont, à leur tour, séparées, puis attirées vers les pôles(fig. 440, *5*) ; mais toutes n'y parviennent pas assez tôt pour être comprises dans les nouveaux noyaux en voie de constitution ; des chromosomes se trouvent ainsi abandonnés dans le cytoplasma, où ils donnent naissance à de petits noyaux surnuméraires. La deuxième cinèse réductrice présente également de nombreuses irrégularités (fig. 440, *7*, *8*) et conduit à la formation de tétrades anormales, comprenant jusqu'à huit tétraspores de dimensions très diverses et dont beaucoup ne sont pas viables(fig. 440, *9*, *10*). En un mot, la méiose comporte, chez les Roses de la Section des *Caninae*, les processus si caractéristiques de nombreux hybrides. C'est pourquoi ces Roses sont considérées comme étant de nature hybride ; la fixité de certaines d'entre elles est permise par leur reproduction strictement apogamique ou par des mécanismes spéciaux assurant, comme chez les Oenothères hétérogames, la viabilité exclusive de deux catégories de gamètes toujours identiques (1).

1. *Rosa tomentosa*, par exemple, espèce appartenant à la section des *Caninae*, possède

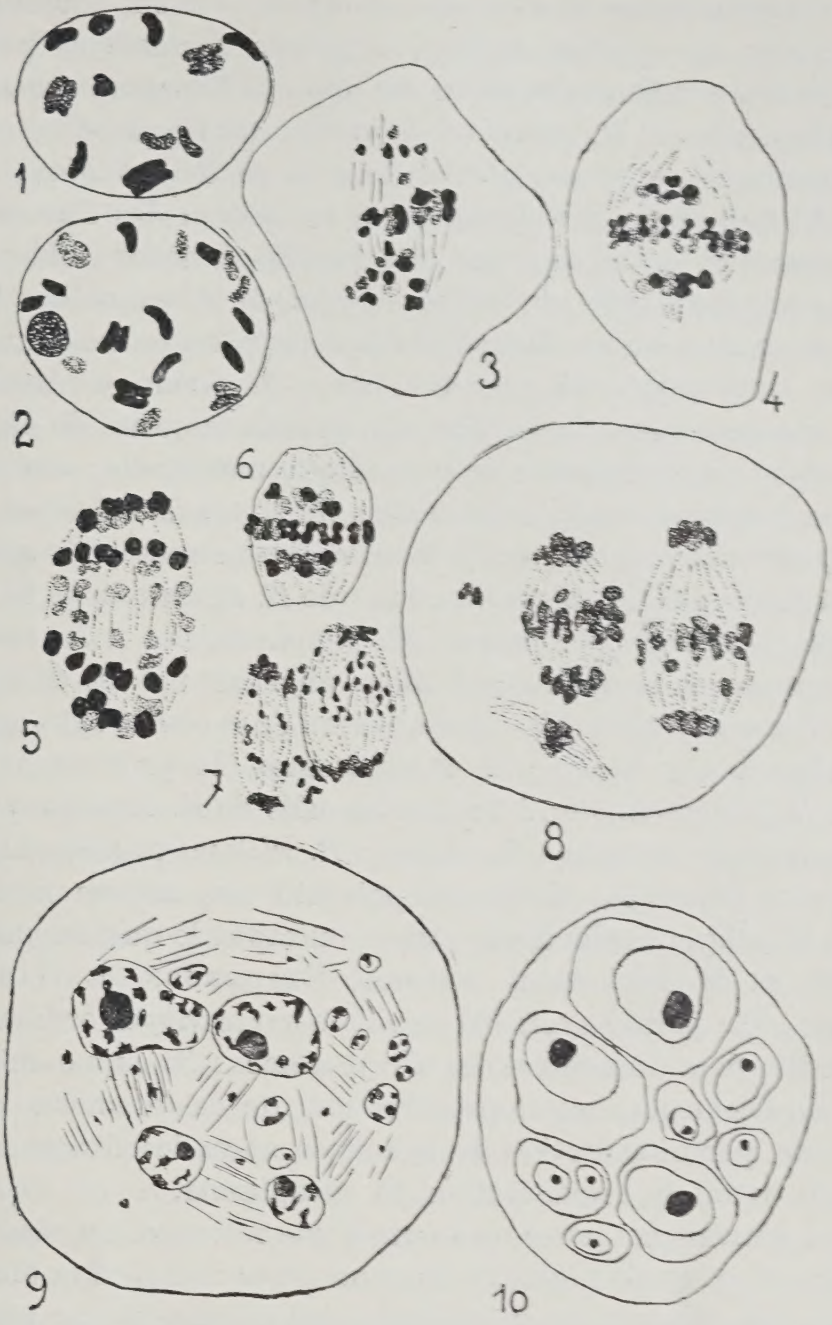


FIG. 440. — Divisions réductrices dans l'anthère des Roses de la section des *Caninae*. — 1 et 2. Diacinèse chez *Rosa solanifolia* : remarquer la présence, dans la cavité du noyau, de monovalents et de bivalents. — 3. Métaphase chez *R. sicula* : les partenaires des bivalents dissociés se groupent aux pôles ; les monovalents se divisent à l'équateur du fuseau. — 4, même stade chez *R. Jebei* et 6, même stade chez *R. glauca-plebeia* : à chaque pôle sont groupés 7 chromosomes provenant de la dissociation des bivalents ; les 21 univalents sont en voie de clivage à l'équateur du fuseau. — 5. Anaphase chez *R. pomifera Grenieri* : les sept chromosomes provenant des bivalents sont groupés aux pôles ; les moitiés résultant du clivage des 21 univalents sont entraînées vers les pôles. — 7, mitoses homéotypiques (anaphase), avec univalents en division (ici, en effet, par exception, les univalents se diviseraient deux fois au cours de la méiose), chez *R. recondita*. — 8, mitoses homéotypiques chez *R. Jundzilli* : les chromosomes qui n'ont pas pu atteindre les pôles du fuseau de la première division sont abandonnés dans le cytoplasme, où un petit groupe d'entre eux se divise sur un fuseau surnuméraire. — 9. Fin de la méiose chez *Rosa Jundzilli* : constitution de caryomérites et autres noyaux surnuméraires. — 10. Nombreux grains de pollen irréguliers formés, à la suite des anomalies méiotiques, dans une cellule-mère de *R. pomifera* (d'après TACKHOLM, 1922).

Or, ces hybrides naturels à méiose anormale peuvent toujours, dans la nature, devenir des espèces stables, à méiose normale et parfaitement fertiles. HARRISON et BLACKBURN en ont apporté la preuve suivante. L'hybride *Rosa tomentosa* × *R. pimpinellifolia* est assez fréquent en Angleterre ; les systématiciens le connaissent sous le nom de *Rosa Sabini* ; son parent maternel, *R. tomentosa*, qui appartient à la section des *Caninae*, possède 35 chromosomes et forme, on le sait, des gamètes femelles viables à 28 chromosomes ; son parent mâle, *R. pimpinellifolia*, de la section des *Pimpinellifoliae*, est une bonne espèce tétraploïde dont les gamètes des deux sexes possèdent, par conséquent, 14 chromosomes ; *R. Sabini* contient donc 42 (28 + 14) chromosomes, c'est-à-dire une grande majorité de chromosomes maternels dans un cytoplasma de provenance maternelle ; morphologiquement, cette plante ressemble beaucoup à *R. tomentosa*, c'est-à-dire est fortement *matrocline* ; enfin, au moment de la diacinèse, 14 gemini (constitués, sans doute, par les 28 chromosomes de *R. tomentosa*) et 14 univalents sont formés. L'hybride réciproque, *R. pimpinellifolia* × *R. tomentosa* est également connu dans certaines stations anglaises ; il est désigné sous le nom de *R. Wilsoni*. BLACKBURN et HARRISON l'ont étudié cytologiquement ; ils s'attendaient à y trouver 21 chromosomes (14 provenant du gamète femelle de *R. pimpinellifolia*, 7 du gamète mâle de *R. tomentosa* ; cf. p. 969, note 1) ; mais cette attente a été déçue : *R. Wilsoni* possède 42 chromosomes ; or cette plante est fertile et présente une méiose normale, avec 21 gemini, identique à celle d'une espèce hexaploïde quelconque. L'origine hybride de *R. Wilsoni* étant certaine, BLACKBURN et HARRISON ont conclu que cette plante avait été stabilisée par le moyen ordinaire, c'est-à-dire par doublement du nombre des chromosomes ; ils supposent que, dans ce cas, le doublement a pu se produire lors de la première division de l'œuf fécondé, par interruption de la mitose après le clivage des chromosomes, mais avant la segmentation du cytoplasma.

L'idée ne pouvait manquer de surgir d'une intervention répétée de faits de cet ordre au cours de l'histoire du genre *Rosa* ; l'espèce la plus primitive de ce genre est, d'après les spécialistes, qui s'appuient sur les caractères de simplicité des feuilles et de la structure du fruit, *Rosa persica* ; on la considère comme étant à la base de la Section des *Cinnamomeæ*; or, cette espèce est diploïde. On conçoit que, du croisement entre deux espèces diploïdes, résulte d'abord un hybride diploïde inéquilibré (TÄCKHOLM en a étudié cytologiquement plusieurs), puis, par doublement du nombre des chromosomes, un tétraploïde stable ; que du croisement d'une espèce diploïde avec une espèce tétraploïde naisse une forme triploïde, susceptible de devenir ensuite, comme dans le cas de *Rosa Wilsoni*, une nouveauté hexaploïde stable. Des formes tétraploïdes inéquilibrées peuvent naître de

35 chromosomes, et forme, à la diacinèse, 7 gemini et 21 univalents ; or, comme l'ont montré BLACKBURN et HARRISON, seuls sont viables les grains de pollen contenant exclusivement les 7 chromosomes provenant de la dissociation des gemini, et les gamétophytes ♀ contenant, par contre, outre ces 7 chromosomes, tous les 21 univalents ; les œufs renferment donc obligatoirement 35 chromosomes et la permanence de ce nombre, dans les générations successives, est rigoureusement assurée.

l'union de gamètes à 7 et à 21 chromosomes, des pentaploïdes de l'union de gamètes à 7 et à 28 ou à 14 et à 21 chromosomes, des hexaploïdes inéquilibrés de l'union de gamètes à 14 et à 28 chromosomes, des octoploïdes inéquilibrés, enfin, de l'union de deux gamètes à 28 chromosomes. Mais il semble que chez ces hybrides à nombre chromosomique élevés, la stabilisation par le mécanisme ordinaire soit impossible ou, du moins, très difficile, car les Roses octoploïdes stables sont exceptionnelles et l'on n'en connaît pas de décaploïdes, ni de dodécaploïdes. Enfin, l'extrême fréquence des hybridations, avec la multiplicité des combinaisons qui en peuvent résulter, rend compte de l'extrême polymorphisme du genre (1).

Des faits du même ordre, encore que beaucoup moins complets et moins nets, ont été mis en évidence par Rosenberg chez un autre genre particulièrement complexe, le genre *Hieracium*. Du point de vue des nombres chromosomiques, les diverses espèces d'*Hieracium* peuvent, en effet, être distribuées en une série euploïde avec 9 comme nombre fondamental : on connaît, en effet, des *Hieracium* diploïdes, à 18 chromosomes (*H. auricula*, etc..,), d'autres triploïdes, à 27 chromosomes (toute la section *Archieracium*), d'autres, enfin, tétraploïdes, à 36 chromosomes (*H. aurantiacum*, etc...), Or, presque toutes les espèces de ce genre, espèces dont le classement est extraordinairement difficile, présentent une méiose irrégulière, avec syndèse incomplète (espèces à 18 ou à 36 chromosomes) ou asyndèse absolue (espèces à 27 chromosomes) ; de plus, toutes ces formes produisent des grains de pollen stériles et sont parthénogénétiques (cf. p. 872 et p. 873). Le genre *Hieracium* doit donc être considéré comme formé de plantes de nature hybride, et le caractère euploïde de la série formée par les nombres chromosomiques des diverses espèces, de même que l'extrême complexité du genre, sont évidemment en rapport avec ce fait.

Dans beaucoup d'autres genres, les nombres chromosomiques des diverses espèces forment une série euploïde. Chez *Chrysanthemum*, par exemple, le nombre fondamental est 9 et le genre comporte, d'après Tahara, des espèces à 18 (diploïdes), 36 (tétraploïdes), 54 (hexaploïdes), 72 (octoploïdes), enfin 90 chromosomes (décaploïdes). Chez *Senecio*, le nombre fondamental est, d'après Afzelius, 5, et la série euploïde constituée par les nombres chromosomiques des diverses espèces est particulièrement développée, puisque le nombre le plus élevé est de 90. Ces exemples, et tous ceux que l'on pourrait ajouter, suggèrent l'idée d'un rôle important joué par les croisements, suivis d'une stabilisation par doublement du nombre chromosomique, des hybrides non équilibrés, dans la différenciation de certains genres de Phanérogames. Il ne faut, cependant, accepter cette théorie qu'avec circonspection, car elle ne rend pas compte encore de tous les faits : elle n'explique pas pourquoi de nombreuses espèces, très distinctes, présentent le même nombre chromosomique, ni pourquoi, inversement,

1. La récente monographie (1932) dans laquelle Simonet expose le résultat de ses recherches cyto-génétiques sur les *Iris*, est un nouvel exemple, très remarquable à tous égards, de l'importance des données caryologiques dans l'étude de la systématique et de l'histoire d'un genre complexe.

une même espèce, *Rosa acicularis*, par exemple, est hexaploïde au Canada et octoploïde en Scandinavie (Blackburn et Harrison). Le genre *Salix* est, selon Blackburn et Harrison un genre euploïde, avec 19 comme nombre fondamental, et comportant des espèces diploïdes, tétraploïdes et hexaploïdes ; or, *Salix cinerea* et *S. caprea*, souvent confondus par les systématiciens, sont, le premier, diploïde, le second tétraploïde ; *Salix Andersoniana* et *S. phylicifolia*, considérés par les salicologistes comme étant spécifiquement identiques, sont, du point de vue chromosomique, aussi différents que possible : le premier est hexaploïde (114 chromosomes), tandis que le second possède le nombre insolite de 44 chromosomes, que présente aussi une espèce toute différente, *Salix triandra*. Enfin, et surtout, il importe de ne pas oublier que tous les genres ne sont pas nettement euploïdes ; dans de multiples genres très complexes du point de vue systématique, tels que le genre *Crepis*, par exemple, les nombres chromosomiques forment une série nettement aneuploïde dont l'interprétation apparaît comme fort difficile.

L'étude des hybrides interspécifiques, encore qu'extrêmement intéressante, n'apporte donc pas, concernant le rôle des chromosomes dans l'hérédité et la variation, c'est-à-dire dans la morphogenèse, des indices aussi suggestifs que l'étude des mutants polyploïdes ou polysomiques, des hybrides mendéliens ou même des hybrides d'Oenothères. A côté de faits très frappants, tels que ceux mis en évidence par Karpetchenko dans ses recherches sur le croisement *Raphanus* × *Brassica*, on en trouve d'autres moins significatifs et d'autres encore où l'on chercherait en vain des traces vraiment indiscutables d'un rôle morphogène des chromosomes. Enfin, il ne faut pas oublier que les croisements interspécifiques unissent deux gamètes différant non seulement par la constitution de leur noyau, mais encore par celle de leur cytoplasma ; ces croisements sont donc très complexes et, dans l'interprétation de leurs résultats, il peut être difficile de distinguer les phénomènes dus au mélange des cytoplasmas ; il est probable, en effet, comme on va le montrer maintenant, que dans certains cas au moins, du cytoplasma provenant du tube pollinique intervient effectivement dans la fécondation.

LES PHÉNOMÈNES DE PANACHURE ET LE ROLE DES CONSTITUANTS CYTOPLASMIQUES DANS L'HÉRÉDITÉ

Les plantes à feuilles et à rameaux panachés, c'est-à-dire présentant une mosaïque de parties vertes et de parties incolores, sans chlorophylle, donnent lieu, pour tout ce qui concerne ce caractère, à des phénomènes génétiques d'un grand intérêt. Ces faits sont connus grâce aux recherches de Renner et de Krumbholtz sur les Oenothères, de Dahlgren sur les *Geranium*, de Farenholtz sur les *Hypericum*, de Miss Saunders sur les

Nolana, de K. Noack sur *Borrago officinalis*, etc... On résumera ici, à titre d'exemple, les observations de Renner sur les Oenothères.

Le phénomène le plus significatif est le suivant. Un hybride d'Oenothère, *Oenothera rubridivaricata* (= *rubens*, *b. flavens*), panaché, peut former des fleurs à l'extrémité de rameaux verts et à l'extrémité de rameaux incolores. Renner féconde, dans une première série d'expériences, des fleurs situées sur des rameaux incolores, par du pollen de fleurs produites, soit par des rameaux également incolores, soit par des rameaux verts : dans le premier cas, les plantules nées des graines ainsi formées sont toutes incolores ; dans le deuxième cas, on obtient un mélange de plantules incolores, de plantules panachées et de plantules normalement vertes.

Dans une seconde série d'expériences, Renner féconde des fleurs situées sur des rameaux verts par du pollen de fleurs produites par des rameaux incolores : la plupart des descendants d'un tel croisement sont verts ; quelques-uns sont panachés ; aucun n'est incolore.

Il est difficile d'expliquer de tels résultats par des processus chromosomiques : les génomes en jeu sont, en effet, identiques dans les deux séries d'expériences. Mais celles-ci peuvent différer par la constitution cytoplasmique de la cellule femelle ; si l'on suppose que, dans les oosphères et dans les grains de pollen formés sur rameaux incolores, il n'existe que des plastes incapables de verdir, les résultats obtenus peuvent être facilement interprétés. *Dans la première série d'expériences*, les oosphères à plastes modifiés, fécondées par des tubes polliniques à plastes pareillement modifiés, donneront naissance à des plantules incolores ; fécondées par des tubes polliniques à plastes normaux, elles donnent naissance à des plantules vertes ou panachées, parce qu'un petit nombre de plastes d'origine mâle ont pénétré dans l'oosphère ; au cours du cloisonnement de celle-ci, les plastes normaux ont été répartis au hasard ; certaines cellules ont pu ne recevoir que des plastes de cette qualité, tandis que d'autres recevaient des plastes modifiés, d'origine maternelle : telle est l'origine des plantes panachées ; ou bien, les plastes normaux, ayant été apportés très nombreux par le tube pollinique, ont été répartis dans toutes les cellules de l'embryon : telle est l'origine des plantes entièrement vertes ; ou enfin, les plastes normaux ayant été apportés en très petit nombre, restent quantité négligeable : telle est l'origine des plantules incolores. *Dans la deuxième série d'expériences*, on ne recueille jamais de plantules incolores, parce que le cytoplasma de l'oosphère, toujours en excès par rapport à celui que peut délivrer le tube pollinique, contient maintenant les plastes normaux ; les quelques plantules panachées traduisent l'apport de plastes modifiés par les tubes polliniques. Enfin, pour rendre pleinement compte des différences entre les résultats des deux séries d'expériences, il faut admettre que les plastes normaux, susceptibles de verdir, se multiplient plus activement que les plastes modifiés ; c'est pourquoi ceux-ci, même apportés en grande quantité par le tube pollinique, ne sont jamais exclusivement représentés dans une plantule.

Ces faits paraissent être très généraux chez les Oenothères. Il ressort, en

effet, des recherches de RENNER que, dans les croisements avec *Oe. Hookeri*, les plastes d'*Oe. Lamarckiana* perdent la capacité de verdir ; et l'on observe alors les phénomènes suivants : l'hybride résultant du croisement *Oe. Lamarckiana* ♀ × *Oe. Hookeri* ♂ est panaché et contient, parfois, très peu de chlorophylle ; l'hybride réciproque *Oe. Hookeri* ♀ × *Oe. Lamarckiana* ♂ ne produit que des descendants très verts, n'offrant jamais le moindre indice de panachure. Des faits de même ordre peuvent être observés dans les croisements d'*Oe. muricata* avec *Oe. suaveolens*, cette dernière espèce étant la source des plastes incapables de verdir. Le rôle prépondérant est évidemment joué, dans ces phénomènes, par le cytoplasma femelle, quantitativement le plus abondant, et, plus précisément, par les plastes qu'il contient ; mais l'influence du pollen est évidente, surtout lorsque ce dernier est la source des plastes normaux, à multiplication active. De telles expériences paraissent souligner, d'une manière extrêmement nette, le rôle éventuellement tenu, dans les phénomènes d'hérédité, par le cytoplasme et ses constituants ; elles enseignent, en outre, une nouvelle propriété des plastes : l'*individualité* que ces éléments peuvent conserver, même dans des cytoplasmes étrangers, de générations en générations.

* * *

Les faits exposés dans ce chapitre ne sont que des exemples, particulièrement bien connus, du rapport constaté, chez de nombreux organismes, entre le comportement génétique et certains dispositifs cytologiques. La *cyto-génétique*, c'est-à-dire l'étude de cette relation, est, partout, à l'ordre du jour, et de très nombreux travaux ne cessent d'accroître les connaissances acquises dans ce domaine. Les phénomènes de caténation, ébauchés dans certains hybrides de *Datura*, si remarquablement représentés chez les Oenothères, ont été retrouvés chez d'autres plantes (*Pisum*, HAMMARLUND et HAKANSSON ; *Aucuba*, MEURMAN ; *Rhœo*, BELLING, DARLINGTON ; *Tradescantia*, DARLINGTON ; etc...) ; ils paraissent être le témoignage d'hybridations suivies d'échanges matériels entre chromosomes, mécanismes dont les hybrides de *Datura* offrent un modèle. Les recherches sur les hybrides interspécifiques ont considérablement étendu le nombre des cas dans lesquels sont réalisés l'un ou l'autre des phénomènes décrits plus haut ; l'importances des données caryologiques dans l'étude des affinités entre groupes systématiques s'est ainsi affirmée ; l'*idiogramme*, c'est-à-dire l'ensemble des caractères numériques et morphologiques des chromosomes intervient de plus en plus dans la diagnose des espèces, et l'on a même tenté de donner des définitions cytologiques de l'espèce. Tout cet ensemble de travaux tend à démontrer que les chromosomes interviennent très grandement dans les phénomènes d'hérédité ; ce rôle considérable n'apparaît, d'ailleurs, à personne, comme exclusif et l'influence du cytoplasme ou des chondriosomes dans l'hérédité est, au contraire, plus ou moins sûrement dépistée dans divers cas. Mais la notion d'une influence particulière des chromosomes est suggérée avec plus de force, en raison du

nombre souvent restreint de ces éléments, des mécanismes si précis qui assurent leur répartition, enfin de la coïncidence entre leur jeu propre et la distribution de caractères morphologiques bien définis et séparables.

De ces coïncidences, la plupart des biologistes n'hésitent pas à conclure qu'un lien causal existe entre la présence de tels chromosomes et la réalisation de tels caractères morphologiques, ceux-ci étant déterminés par ceux-là. Or, peut-être cette conclusion est-elle encore prématurée. On ne saurait oublier, en effet, que les coïncidences constituent, comme l'a fortement souligné Cl. Bernard, « un des écueils les plus graves que rencontre la méthode expérimentale dans les Sciences complexes comme la Biologie » : « pour conclure avec certitude qu'une condition donnée est la cause prochaine d'un phénomène, il ne suffit pas d'avoir prouvé que cette condition précède ou accompagne toujours le phénomène ; mais il faut encore établir que, cette condition étant supprimée, le phénomène ne se montrera plus (1) ». Les faits de cyto-génétique doivent être interprétés d'après ces préceptes. La portée de certains phénomènes complexes observés chez les hybrides interspécifiques sera, dès lors, comprise à sa juste valeur, ainsi qu'on l'a déjà suggéré plus haut. Il semble, par contre, que les faits de mendélisme, ceux, aussi, qui concernent les mutants triploïdes et, surtout, les mutants polysomiques de *Datura*, soient plus satisfaisants du point de vue de la méthode expérimentale : aucun mélange complexe de protoplasmas différents, aucune influence directe du milieu n'intervient, en effet, dans ces cas ; seule, l'anomalie chromosomique provoquée par l'irrégularité d'une méiose entraîne, chez les triploïdes ou les trisomiques, la réalisation de types nucléaires nouveaux et de types morphologiques correspondants.

On peut, en tous cas, conclure, avec Caullery (1931), « que l'ensemble des faits génétiques cadre de la façon la plus complète avec l'hypothèse que les propriétés héréditaires, dont l'ensemble constitue le génotype, sont en relation directe avec l'existence d'unités de nature inconnue, les *gènes*, qui auraient pour support les chromosomes du noyau ». La notion de gènes ne possède, d'ailleurs, en soi, rien d'absurde, ni même d'absolument original. On peut, avec Hagedoorn, dont la théorie paraît être admise par Caullery et par Guyénot, considérer ces « unités » comme formées de *ferments autocatalytiques*, c'est-à-dire capables de se synthétiser eux-mêmes « qui accélèrent ou retardent des réactions déterminées, au cours du développement, et qui ainsi conditionnent directement ou indirectement, la réalisation de telle ou telle particularité définitive de l'organisme » (Caullery). On peut encore, et d'une manière plus satisfaisante, semble-t-il, envisager l'action des chromosomes, c'est-à-dire des gènes, comme de nature endocrinienne : les gènes seraient des sources d'hormones, comme l'ont supposé, plus ou moins explicitement, Blakeslee et Grégoire ou, plus exactement, des sources d'harmozones (Mangenot) ; on sait que Gley désigne par ce terme des sécrétions internes qui « dirigent » (ἁρμοζειν = régler, diriger) le déve-

1. Cl. Bernard, Introduction à l'étude de la Médecine expérimentale. Delagrave, édit. Paris, 1922 (p. 89).

loppement de certaines particularités morphologiques de l'organisme ; par exemple, l'action morphogène des harmozones ovarienne et testiculaire sur le développement des caractères sexuels secondaires ne paraît pas essentiellement différente de l'action morphogène attribuée, par l'hypothèse, aux chromosomes (1).

1. Les phénomènes de *parahérédité* découverts, depuis 1923, chez les Bactéries consistent dans la transmission, à une espèce bactérienne, d'un caractère biologique d'une autre espèce avec laquelle elle vit. Ces faits paraissent impliquer l'existence de particules matérielles transmissibles — comparables aux gènes (WOLLMAN, LWOFF) — auxquelles seraient liées certaines propriétés biologiques de l'espèce.

CHAPITRE XVI

LA DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE

Certains plasmodes de Myxomycète, une cellule méristématique d'un Végétal supérieur, sont des éléments de protoplasma que l'on peut qualifier d'*indifférenciés* : ils présentent, en tous leurs points, la même organisation et, d'ailleurs, les courants cytoplasmiques, produisant un brassage constant de la matière vivante, suffiraient, à eux seuls, à maintenir dans celle-ci une très grande homogénéité. Une cellule de *Chlamydomonas*, au contraire, ou une plante vasculaire, sont des organismes hétérogènes, dans lesquels le protoplasma ne présente pas, en tous ses points, la même disposition : certains territoires protoplasmiques, ou certains groupes cellulaires — groupes cellulaires auxquels on donne le nom de *tissus* — sont spécialisés, différenciés, en vue d'accomplir certaines fonctions. L'étude de ces phénomènes de différenciation, de spécialisation cellulaire se présente sous deux aspects différents. D'abord sous un aspect que l'on peut qualifier de *phylogénique* : on considère les divers degrés, de plus en plus élevés, d'organisation des Végétaux, depuis les êtres les plus simples, jusqu'aux plantes supérieures ; ensuite sous un aspect *ontogénique* : on envisage alors les processus de différenciation cellulaire qui interviennent au cours de l'évolution individuelle d'un organisme, depuis sa naissance, au moment de la formation de l'œuf, jusqu'à sa mort. Ces deux aspects des problèmes de la différenciation cellulaire seront d'abord traités successivement dans ce Chapitre ; mais tous les Végétaux ne sont pas formés de cellules distinctes ; chez certaines plantes, que tout incite à considérer comme dérivées de Végétaux cellulaires, les noyaux se multiplient sans cloisonnement du protoplasma ; l'appareil végétatif ne comprend ainsi que des énergides non individualisées ; l'étude de ces Végétaux *cénocytiques* fera l'objet d'un dernier paragraphe de ce chapitre.

LES DIVERS DEGRÉS D'ORGANISATION DES VÉGÉTAUX CELLULAIRES

Dès qu'une masse de protoplasma est cloisonnée, les divers compartiments isolés ainsi sont susceptibles de s'adapter à une fonction plutôt qu'à une autre ; ces compartiments peuvent se spécialiser physiologique-

ment, en d'autres termes se *différencier*. Or, le cloisonnement en *cellules*, c'est-à-dire en éléments pourvus sans doute d'un minimum de tous les constituants du protoplasme et ne renfermant, notamment, qu'un seul noyau, est le plus favorable à une division du travail physiologique. Chez les Végétaux inférieurs, toutes les cellules, qu'elles vivent isolées ou groupées, sont identiques les unes aux autres ; mais, à mesure que l'on s'élève dans la série des Végétaux, on voit apparaître et s'accentuer peu à peu la division du travail ; chez les plantes élevées en organisation, le protoplasme subit, dans certains groupes de cellules, au cours du développement de l'individu, des transformations morphologiques déterminées le rendant apte à accomplir spécialement tel ou tel rôle ; à ces groupes de cellules différenciées dans le même sens, on donne le nom de *tissus*. Au cours de ce paragraphe, on étudiera les divers degrés, toujours plus élevés, d'organisation, depuis les Végétaux très inférieurs jusqu'à ceux possédant les tissus les plus différenciés.

Les Végétaux les plus simples sont formés d'une seule cellule. — Un Bacille tel que celui de la dysentérie, bâtonnet de 1 à 3 μ de long, mais relativement épais, et ne présentant aucune complication organique, même minime, en est un exemple. Mais un tel organisme donne une idée très incomplète des Végétaux unicellulaires. En effet, s'il est vrai que tous les Végétaux les plus rudimentaires sont unicellulaires, la réciproque ne l'est pas ; tous les Végétaux unicellulaires ne sont pas très rudimentaires.

Il suffit, par exemple, de considérer un *Chlamydomonas* quelconque. Chaque individu de cette Algue est (fig. 441) une cellule unique, ovoïde, limitée par une membrane squelettique, plus épaisse au pôle antérieur. Cette cellule est colorée en vert par un chloroplaste unique, en forme de cloche, tapissant la paroi squelettique, sur presque toute son étendue, ouverte au voisinage du pôle antérieur. En un point de ce chloroplaste, et toujours vers le bord, est un corpuscule coloré en orangé : *le stigma* (cf. p. 137) ; son rôle a pu être déterminé expérimentalement ; toutes les cellules possèdant un stigma ont la propriété d'être *orientées* par les rayons lumineux : de se diriger dans le sens d'où vient la lumière, c'est-à-dire vers les parties les plus éclairées du milieu dans lequel elles vivent ; toutes ces cellules sont, en effet, comme le sont les *Chlamydomonas*, des cellules vivant dans l'eau et capables de s'y déplacer activement, grâce à des *flagelles*, ici au nombre de deux. A la racine de chaque flagelle est une petite *vacuole pulsatile* ; ces vacuoles spéciales sont, en effet, douées de mouvements rythmiques de contraction (systole) et de dilatation (diastole) ; la présence de telles vacuoles (cf. p. 347) est générale, dans toutes les cellules mobiles, au voisinage de la racine des flagelles, sans que l'on sache rien du rôle qu'elles jouent vraisemblablement dans la production et l'entretien du mouvement flagellaire. Enfin, ces vacuoles sont, comme le chloroplaste, enrobées dans du cytoplasma, cytoplasma tenant, en outre, en suspension, un noyau, des chondriosomes, et plusieurs petites vacuoles. Ainsi, chaque individu de *Chlamydo-*

monas est une cellule typique, mais offre, de plus, certaines complications organiques en relation avec l'accomplissement de fonctions déterminées ; elle présente deux extrémités qui ne sont pas équivalentes, l'extrémité antérieure étant occupée par un *appareil locomoteur* complexe (stigma, flagelles, vacuoles pulsatiles ; l'étude de *Chlamydomonas* fixés et colorés révélerait que d'autres éléments encore, invisibles sur le vivant — mastigosomes et autres éléments de la cinétide ; cf. p. 278 —, interviennent dans la constitution de l'appareil locomoteur). Grâce à cet appareil, les cellules peuvent se rendre dans les parties les plus éclairées de l'eau qu'elles habitent, c'est-à-dire dans les parties les plus favorables au fonctionnement de l'*appareil assimilateur chlorophyllien*, représenté par le chloroplaste.

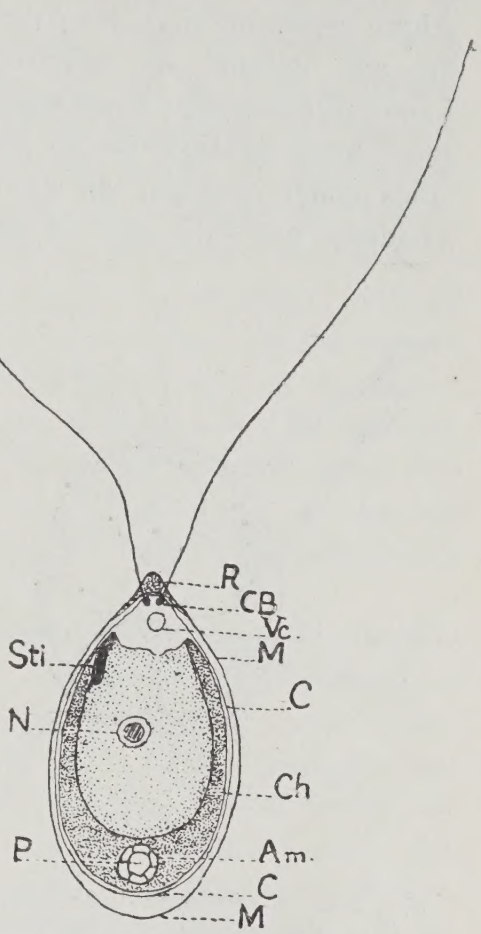


FIG. 441. — Schéma représentant les constituants cellulaires essentiels d'un *Chlamydomonas*. — R, rostre (épaississement de la paroi squelettique, M, au niveau du pôle antérieur de la cellule). — CB, « corpuscules basaux » ou *mastigosomes*, situés au niveau de l'insertion des flagelles. — Vc, vacuole pulsatile. — C, C, limite périphérique du protoplasma. — Ch, chloroplaste en forme de cloche, comprenant, à son sommet, le pyrénoïde (P), entouré d'une couronne de grains d'amidon (Am.) et, sur son bord, le stigma (Sti.). — N, noyau situé dans le cytoplasme, au centre de la cellule, dans la cavité du chloroplaste (d'après PASCHER, 1927, — légèrement modifié).

Bacille dysentérique et *Chlamydomonas*, sont deux types bien différents d'êtres unicellulaires ; leur existence montre que l'état unicellulaire est compatible avec une extrême simplicité, comme avec une relative complexité organique. Il faut maintenant envisager les Végétaux *pluri-* ou *multicellulaires*, c'est-à-dire formés d'un plus ou moins grand nombre de cellules inséparablement unies ; mais des intermédiaires existent entre eux et les Végétaux unicellulaires. Ces intermédiaires, qu'il convient de décrire d'abord, sont des organismes constitués de cellules menant chacune une existence relativement indépendante et autonome, tout en vivant groupées en *colonies* ou *cénobes* de forme bien définie.

Les organismes constitués par une colonie de cellules offrent un grand intérêt en raison de la transition qu'ils forment entre les êtres uni- et les êtres pluricellulaires. D'assez nombreuses Algues unicellulaires vivent ainsi obligatoirement à l'état de groupements cohérents et réalisent le type accompli de la vie coloniale ou cénobitique.

On prendra, comme exemple de ces êtres cénobitiques, les Volvocales de

la série des Volvocacées. On peut considérer comme un des types inférieurs les plus caractéristiques de cette série, le *Pandorina Morum* (fig. 442), Algue répandue dans les eaux douces du monde entier. Chaque *Pandorina* est une colonie de *seize* cellules, toutes essentiellement pareilles, de forme pyramidale ; leurs sommets se joignent vers le centre de la colonie ; leurs bases juxtaposées en constituent la surface. Ces cellules sont maintenues cohérentes par du mucilage ; mais *chacune garde son individualité* ; chacune présente une structure rappelant celle des *Chlamydomonas*, avec chloroplaste et appareil locomoteur comprenant un stigma, deux vacuoles pulsatiles et deux flagelles insérés au milieu de la partie basale, qui est ainsi l'extrémité antérieure. Ces flagelles battent librement dans l'eau, entraînant, par leurs mouvements concordants, toute la colonie ; celle-ci se déplace vers les points de plus grande intensité lumineuse, en tournoyant sur elle-même autour d'un axe antéro-postérieur ; dans les cellules voisines du pôle antérieur, le stigma est plus volumineux que dans les cellules entourant le pôle postérieur (fig. 442).

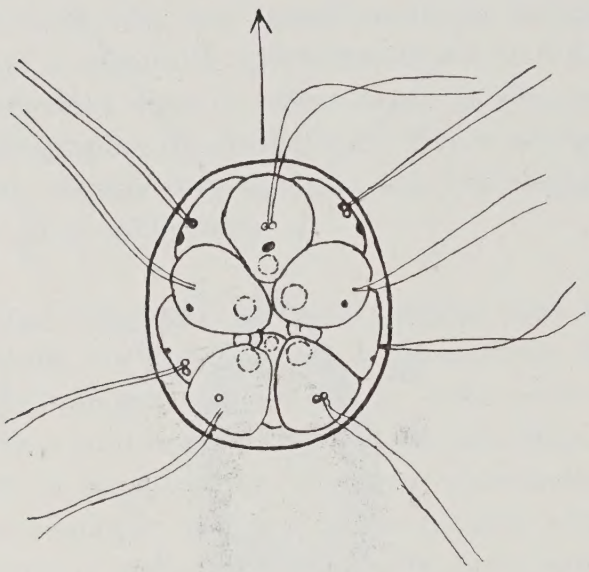


FIG. 442. — Schéma indiquant la constitution d'un cénobe de *Pandorina* (la flèche indique le sens du déplacement du cénobe); noter que les cellules immédiatement voisines du pôle antérieur de la colonie présentent un volumineux stigma (figuré sous forme d'un corpuscule ovoïde « noir ») ; les cellules de la région équatoriale présentent un stigma ponctiforme, et l'on ne distingue pas de stigma dans les cellules voisines du pôle postérieur. — Dans chaque cellule, une ou deux vacuoles pulsatiles sont visibles au voisinage du point d'insertion des flagelles. — Enfin, le cercle figuré vers le sommet de chaque cellule représente conventionnellement le contour d'un pyrénoïde (d'après CONRAD, 1913).

Eudorina elegans est une Volvocacée plus complexe ; ses colonies affectent la disposition d'une sphère creuse, limitée par une paroi de mucilage dans laquelle sont logées, à intervalles réguliers, *trente-deux* cellules flagellées du type *Chlamydomonas*, toutes semblables entre elles. Cependant, les stigmas n'ont pas la même taille dans chacune des 32 cellules ; ils sont plus volumineux dans une région déterminée de la sphère, région qui, toujours, est dirigée vers l'avant quand la colonie se déplace pour atteindre un optimum d'intensité lumineuse ou s'y maintenir : une différenciation est ici nettement ébauchée entre une région polaire antérieure, caractérisée cytologiquement par de volumineux stigmas et, physiologiquement, par sa sensibilité à la lumière, et une région polaire postérieure.

Chez *Pleodorina californica*, les colonies sont également des sphères creuses limitées par une paroi du mucilage ; mais elles atteignent des dimensions plus élevées, car les cellules logées dans cette couche mucilagi-

neuse sont ici au nombre de 128. Dans l'ensemble, ces cellules présentent toutes le type *Chlamydomonas* et sont donc toutes flagellées ; mais, dans le détail, elles ne sont pas identiques. Dans un hémisphère, en effet, les cellules sont petites et possèdent chacune un stigma fort net, d'autant plus volumineux que l'on considère une région plus proche du pôle antérieur ou *oral*, constamment dirigé vers l'avant quand la colonie se déplace. Dans l'autre hémisphère, les cellules sont volumineuses et dépourvues de stigma ; c'est exclusivement aux dépens de ces cellules de l'hémisphère postérieur ou *aboral*, que se formeront les gamètes. Pôles oral et aboral déterminent nettement un axe privilégié de symétrie, autour duquel la colonie tourne lentement tandis qu'elle s'avance vers les régions d'intensité lumineuse optimale. Les colonies de *Pleodorina*, tout en rappelant beaucoup celles d'*Eudorina*, sont donc plus différenciées ; les cellules antérieures sont manifestement spécialisées dans l'accomplissement des fonctions de la vie végétative ; elles sont en même temps les agents d'orientation par la lumière ; aux cellules postérieures sont exclusivement réservées les fonctions de reproduction.

Enfin, le terme de cette évolution est réalisé chez les *Volvox*. Les colonies de *Volvox* sont des sphères creuses de dimensions relativement très élevées ; dans la paroi mucilagineuse sont logées de très nombreuses cellules : de 1.500 à 20.000 chez *Volvox globator*, juxtaposées à quelque distance les unes des autres ; chacune répond essentiellement au type *Chlamydomonas* et porte deux flagelles qui battent librement dans l'eau. Mais, malgré ces ressemblances générales, toutes ces cellules ne sont pas identiques et l'on observe, chez les *Volvox*, des processus de spécialisation sensiblement plus accentués encore que chez *Pleodorina*. Dans un hémisphère — l'hémisphère antérieur — les cellules sont toutes de petite taille ; chacune comporte un stigma bien visible et d'autant plus volumineux qu'elle est plus rapprochée du pôle. Dans l'hémisphère postérieur, les cellules possèdent un stigma minuscule (6 à 8 fois plus petit que le stigma des cellules du pôle oral) ; en outre, certaines d'entre elles se distinguent, dès le début du développement de la colonie, par des dimensions beaucoup plus élevées et l'absence de flagelles ; ce sont les éléments sexuels : anthéridies, dans lesquelles se formeront de nombreux petits spermatozoïdes très différenciés, et les oosphères ou gamètes femelles (cf. p. 698). Ici donc, les pôles oral et aboral diffèrent, comme chez *Pleodorina*, par la nature des cellules qui les constituent et toute la colonie est symétrique par rapport à l'axe qui joint ces pôles ; de plus, les éléments sexuels se distinguent primitivement des cellules végétatives non seulement par une taille plus grande mais encore par l'absence de flagelles, et les gamètes sont, morphologiquement et physiologiquement, très profondément spécialisés.

En outre, un fait essentiel se dégage de l'étude de *Volvox* ou d'*Eudorina* : on peut reconnaître que toutes les cellules sont, dans cette colonie, *mutuellement liées*, alors que, chez *Pandorina*, elles étaient seulement juxtaposées ; chaque cellule d'une colonie de *Volvox* ou d'*Eudorina*, logée dans un compartiment du mucilage, émet autour d'elle des prolonge-

ments cytoplasmiques dont l'extrémité s'unit avec celle d'un prolongement semblable émis par une cellule voisine. Les nombreuses cellules qui vivent dans chacun de ces cénobes constituent donc un ensemble cohérent : un *Volvox* peut, à la rigueur, encore être considéré comme une colonie, parce qu'il est fait de cellules biflagellées, du type *Chlamydomonas*, éléments que l'on est accoutumé à voir mener une existence indépendante, et aussi parce qu'il apparaît comme le terme d'une série formée par des organismes manifestement cénobitiques ; mais cette colonie différenciée et coordonnée est déjà un individu ; elle constitue le type de passage le plus net qui soit connu entre les groupements cénobitiques et les organismes pluricellulaires.

Du point de vue morphologique, les colonies caractéristiques des divers genres de la série des Volvocacées rappellent la morula (*Pandorina*) et surtout la blastula de Animaux ; cette analogie entre les colonies de Volvocacées et les embryons animaux à ces stades remarquables a souvent été relevée et a donné lieu à des considérations diverses sur la phylogenèse du Règne animal (cf. p. ex. Chatton, 1912). Mais les Volvocacées constituent, à cet égard, des exceptions dans le Règne végétal et les plantes multicellulaires sont évidemment organisées suivant un tout autre type morphologique. Ce sont ces Végétaux pluricellulaires qu'il convient d'envisager maintenant et dont les divers degrés d'organisation doivent être étudiés.

Les Végétaux pluricellulaires sont constitués par l'union de cellules ne reproduisant pas nettement un type quelconque d'organisme unicellulaire ; de telles cellules n'existent jamais qu'associées. Les êtres pluricellulaires sont ainsi bien distincts des colonies, même les plus complexes, tels le *Volvox*, toujours formés par le groupement plus ou moins intime des cellules manifestement très semblables à des organismes unicellulaires menant une existence indépendante.

Toutes les cellules des Végétaux pluricellulaires sont enveloppées dans des logettes résistantes, sécrétées par leur protoplasma, dont les parois sont, suivant les cas, celluloso-pectiques, callosiques, chitineuses, minces ou épaisses, chargées ou non de mucilage, etc... Quoi qu'il en soit de la nature de ces parois, celles-ci n'isolent pas complètement les unes des autres les cellules qu'elles enveloppent. Dans les parois sont, en effet, ménagées des ouvertures par lesquelles passent des prolongements de protoplasma reliant les unes aux autres, comme c'est le cas chez *Volvox*, toutes les cellules de l'organisme. Ces prolongements de protoplasma sont les *plasmodesmes* dont l'étude a trouvé place dans un autre chapitre (cf. p. 382).

a) *Les organismes pluricellulaires les plus simples* sont formés de cellules toutes pareilles ; à ces appareils végétatifs très simples, on donne le nom de *thalles*. Un thalle est donc un appareil végétatif constitué par l'association, sous une forme plus ou moins bien définie, de cellules toutes identiques ou peu différentes les unes des autres.

Les thalles les plus simples sont des *filaments*. Les filaments qui constituent le thalle des Spirogyres et autres Zygnémacées, des Conferves,

des *Ulothrix*, des *Bangia* et de beaucoup d'autres Algues appartenant à des groupes très divers, sont faits de cellules cylindriques juxtaposées bout à bout, et *toutes les mêmes*, tant par leur forme que par tous les détails de leur structure ; toutes ces cellules *fonctionnent exactement de la même manière* ; toutes possèdent les mêmes chloroplastes et exercent identiquement la fonction chlorophyllienne ; toutes sont également susceptibles de se diviser et d'assurer ainsi l'accroissement du thalle. En outre, chez ces Algues inférieures, les filaments qui constituent le thalle peuvent être très longs ; mais ils restent toujours *simples* : ils ne produisent aucune ramifi-

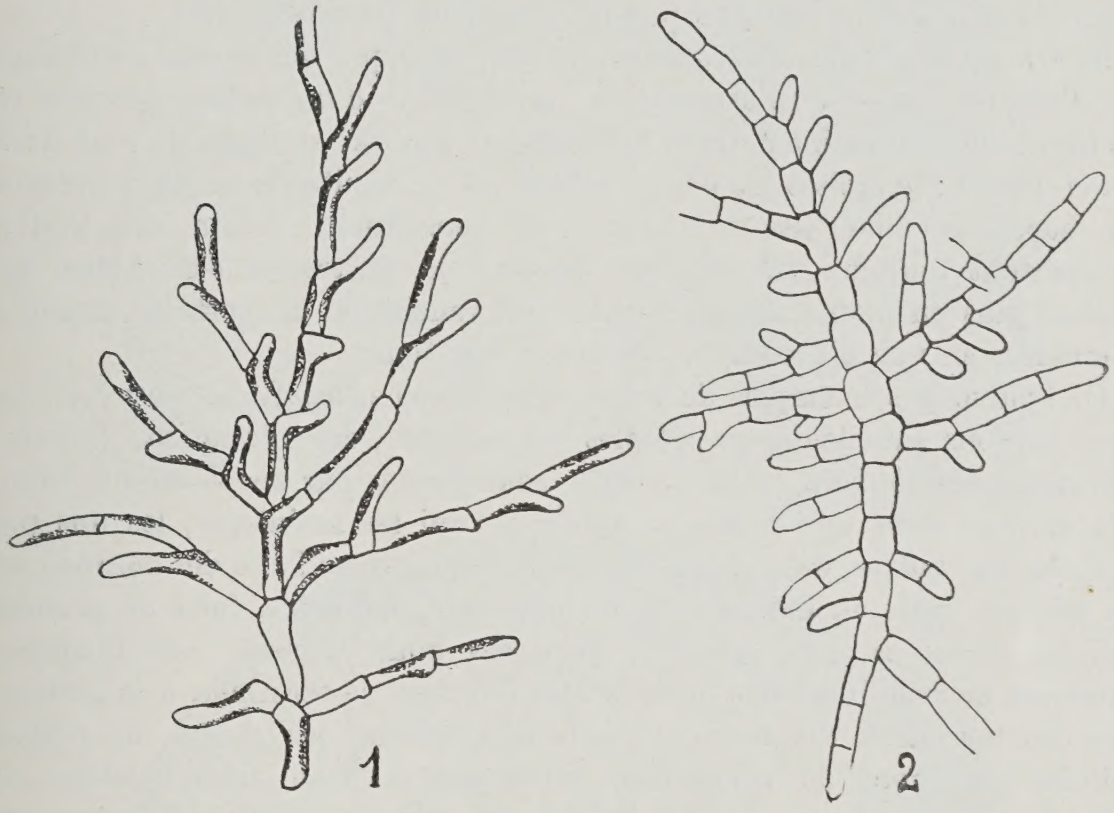


FIG. 443.— Thalles filamenteux ramifiés. — Thalle ramifié de *Microthamnion Kützingianum* (d'après CHODAT, 1920). — Thalle ramifié de *Stigeoclonium lubricum* (d'après BERTHOLD, 1878).

cation, et leurs cellules se cloisonnent exclusivement suivant des plans perpendiculaires à l'axe longitudinal du filament.

Chez un grand nombre d'autres Végétaux inférieurs le thalle, encore filamenteux et formé de cellules toutes rigoureusement pareilles, offre, par rapport au type précédent, une complication nouvelle : leurs cellules sont capables de former, à une de leurs extrémités, un diverticule (fig. 443) ; celui-ci, bientôt isolé par une cloison transversale, s'allonge, puis se segmente et devient ainsi l'origine d'un *rameau* semblable au filament primitif dans deux directions différentes. Ainsi apparaissent les thalles formés de filaments *ramifiés*, si répandus chez les Algues et les Champignons inférieurs.

Enfin, chez quelques Algues, le thalle s'édifie par des cloisonnements orientés suivant plus de deux directions ou même suivant toutes les direc-

tions possibles d'un même plan ; aussi ces thalles affectent-ils la forme d'une *lame aplatie* : les *Prasiola*, dans le groupe des Algues vertes, les *Porphyra*, dans le groupe des Algues rouges, sont des exemples d'organismes de ce type ; ils sont formés de cellules toutes pareilles et dont aucune n'offre d'indices d'une différenciation quelconque.

Que les thalles soient sous forme de filaments simples ou ramifiés, ou qu'ils constituent des lames plus ou moins étendues, ils présentent en commun ce double caractère d'être faits de cellules généralement inséparables les unes des autres et présentant toutes la même forme. Ces thalles constitués de cellules toutes rigoureusement pareilles caractérisent un premier degré d'organisation présenté par les Végétaux pluricellulaires.

b) *Un deuxième degré d'organisation* est réalisé par des thalles constitués par l'agglomération ou l'association, en éléments d'un ordre supérieur et de forme plus ou moins définie, de filaments ramifiés du type de ceux définis ci-dessus ; la croissance de ces thalles est la résultante de la croissance de chacun des filaments ramifiés qui les constituent ; enfin, ces thalles comportent toujours une ébauche de division du travail, c'est-à-dire des indices plus ou moins marqués d'une différenciation de certains groupes cellulaires en vue d'accomplir certaines fonctions.

On trouve des exemples de tels organismes chez les Rhodophycées : les gros cordons mucilagineux, simples ou ramifiés, des *Nemalion*, *Helminthocladia*, *Helminthora*, *Scinaia*, etc... sont formés par des filaments ramifiés enrobés dans une masse de mucilage qui les maintient, les uns par rapport aux autres, dans des positions définies ; dans l'axe des cordons est un faisceau plus ou moins serré de filaments parallèles, faits de grandes cellules allongées, peu colorées, disposées bout à bout ; ces filaments émettent des ramifications horizontales qui vont se terminer, à la surface, par des bouquets, diversement conformés suivant les genres, de petites cellules contenant de volumineux rhodoplastes. Une différenciation est ainsi nettement ébauchée entre les files de grandes cellules allongées constituant les filaments de l'axe et les bouquets périphériques de petites cellules très pigmentées ; ceux-là tendent à se spécialiser dans un rôle de conduction, ceux-ci dans un rôle d'assimilation. Chez *Fucellaria fastigiata*, Rhodophycée construite, dans l'ensemble, sur ce modèle, les filaments axiles sont formés de cellules très allongées, étroites et à peine pigmentées, manifestement différenciées dans un sens conducteur ; les rameaux horizontaux nés de cet axe sont des files ramifiées de cellules dont les dimensions vont en diminuant vers la périphérie ; les cellules les plus internes sont ovoïdes, de grande taille et peu colorées : leur ensemble constitue un *faux-parenchyme* ; les cellules les plus externes sont petites et contiennent de gros rhodoplastes ; leur ensemble forme, à la périphérie du thalle, un revêtement serré dont le rôle spécialement assimilateur est évident (fig. 444). On trouverait, chez de très nombreuses Rhodophycées et chez quelques Phéophycées, des exemples analogues à ceux que l'on vient d'indiquer ; on en trouvera la description dans tous les ouvrages d'algologie.

L'appareil végétatif et surtout le carpophore des Eumycètes ou Champignons supérieurs répond également à ce deuxième type d'organisation. Les filaments ramifiés, dits *filaments mycéliens*, qui constituent le thalle-

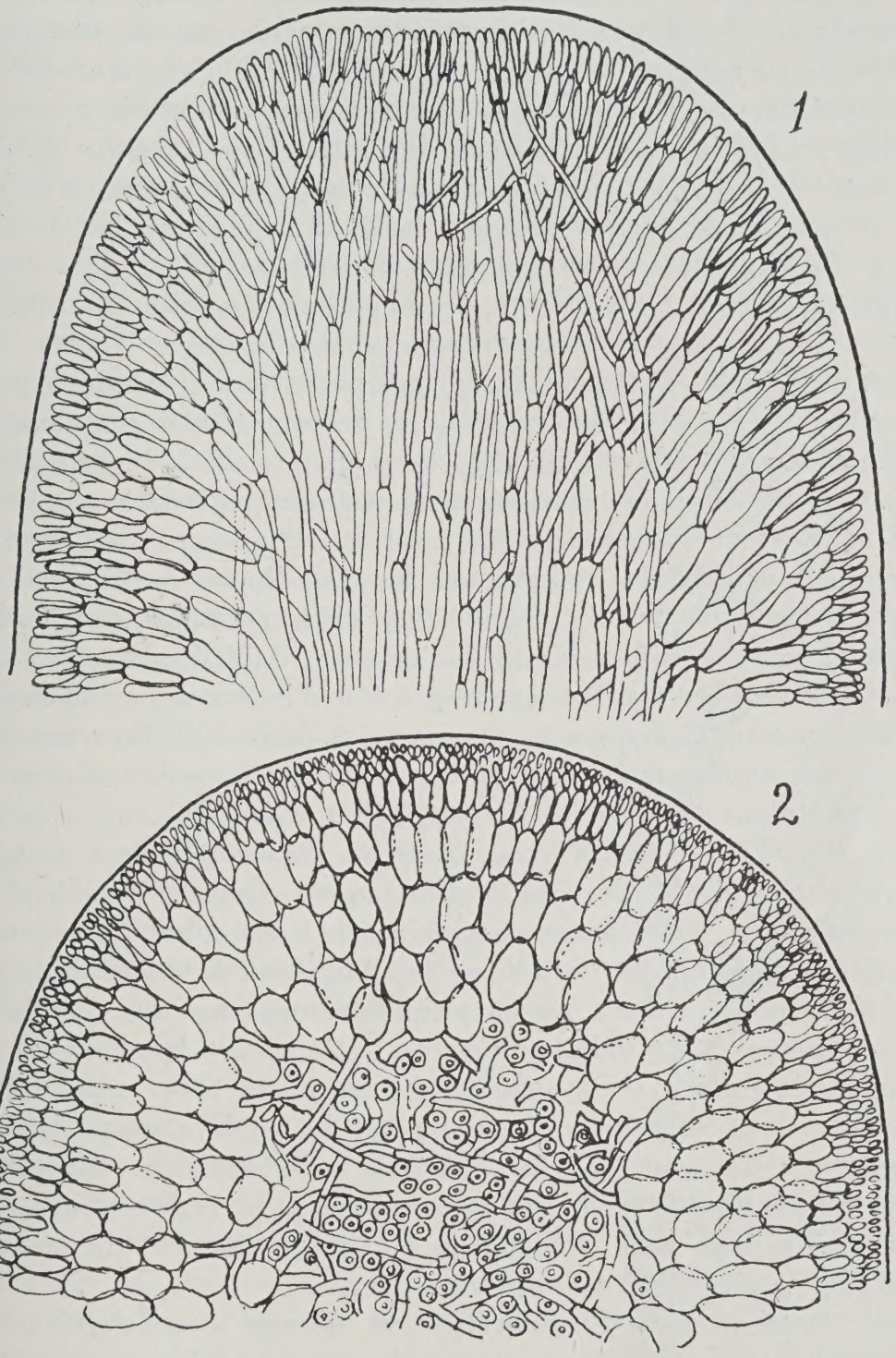


Fig. 444. — 1, Coupe longitudinale du sommet d'une ramification du thalle de *Furcellaria fastigiata*. — 2, Coupe transversale d'un rameau adulte de la même Algue : on y distingue nettement le faux-tissu assimilateur périphérique et le faux-tissu conducteur, central (d'après Oltmanns, 1922).

ou *mycélium primaire* des Eumycètes présentent déjà une tendance évidente à s'intriquer de manière à former un feutrage plus ou moins cohérent ; la pellicule résistante formée par les filaments mycéliens du *Sterig-*

matocystis nigra à la surface des milieux nutritifs liquides est un exemple des manifestations de cette tendance. Chez les Ascomycètes et Basidiomycètes supérieurs, les filaments du mycélium secondaire s'intriquent pour constituer des appareils de forme définie : soit des cordons ramifiés, *rhizomorphiques* (nombreux Basidiomycètes supérieurs), soit des *appareils sporifères* ou *carpophores* offrant une grande variété d'aspects ; ces carpophores, souvent très volumineux, sont constitués par une masse compacte, un *stroma* ou *plectenchyme*, résultant de l'intrication d'innombrables filaments ramifiés ou *hyphes*, et la croissance du carpophore entier est la somme de la croissance de chaque filament isolé. Mais, comme chez les Algues du type *Furcellaria*, tous ces filaments ne sont pas identiques. Dans les carpophores, en effet, on rencontre, des hyphes grêles, faites de cellules très hautes et étroites (*hyphes connectives*), reliant entre elles d'autres hyphes qui sont constituées d'éléments beaucoup plus volumineux (*hyphes fondamentales*) ; on y observe, parfois aussi, de grosses cellules globuleuses (par exemple *sphérocystes* des Basidiomycètes appartenant à la série des Lactaires). Certaines hyphes comportent des cellules pigmentées, ou à membrane épaissie, ou bourrées d'huile, ou à cytoplasma dense ; d'autres comprennent des cellules renfermant des cristalloïdes protéiques, ou des produits d'une autre nature. Toutes ces différenciations organiques ont évidemment une signification physiologique, d'ailleurs le plus souvent encore incertaine ; tout au plus est-il possible d'indiquer, par exemple, que, chez de nombreux Champignons, l'appareil sporifère est traversé, en tous sens, par des hyphes non cloisonnées et de calibre irrégulier, contenant des huiles essentielles (hyphes *vasiformes*) ; chez divers Ascomycètes (*Galactinia*) ou Basidiomycètes (*Mycena*, *Lactarius*, *Russula*, *Hydnangium*, etc...) ces hyphes sont des tubes remplis d'un liquide aqueux dans lequel sont émulsionnées des gouttelettes oléo-résineuses ; ces tubes paraissent donc ressembler beaucoup aux *laticifères* des Végétaux supérieurs et le produit qu'ils renferment, ou *latex*, est vraisemblablement comme chez les Végétaux supérieurs, un produit d'excrétion. Les *cystides*, grosses cellules saillantes à la surface de l'hyménium des Basidiomycètes supérieurs, dans lequel elles sont dispersées parmi les basides,seraient aussi des organes d'excrétion ; elles sont, en effet, souvent en relation de continuité avec les hyphes excrétrices et contiennent, comme celles-ci, des gouttes d'huile essentielle, ou bien sont recouvertes d'oxalate de calcium, produit considéré comme représentant un déchet.

c) *Un troisième type d'organisation* est marqué par l'acquisition d'un caractère fondamental : la croissance, jusqu'alors diffuse, est localisée en certains points de l'appareil végétatif : en ces points existent des cellules spéciales qui prolifèrent très activement ; sans cesse, de nouvelles cellules sont ainsi formées qui se métamorphosent en vue de l'accomplissement de telle ou telle fonction particulière, s'ajoutent aux éléments déjà différenciés dans le même sens, et assurent ainsi la croissance de l'organisme.

Dans la série des Algues Phéosporées, les *Ectocarpus*, qui présentent un thalle filamenteux ramifié extrêmement simple, manifestent déjà une

tendance à cette spécialisation : on observe, sur le trajet des filaments, des groupes de cellules beaucoup moins hautes que les autres, moins longues que larges, tabulaires (fig. 445) ; ces cellules prolifèrent et leur multiplication est la cause de l'accroissement intercalaire caractéristique des thalles d'*Ectocarpus*. Les Laminaires, Phéosporées plus différenciées, présentent un accroissement intercalaire de même type : ici, c'est dans la région basilaire de la fronde, région par laquelle celle-ci s'attache au stipe, qu'est localisée la prolifération. Les cellules qui constituent la surface de cette *zone stipofrondale* sont plus petites que les autres cellules superficielles et contiennent des plastes plus petits, comme si les besoins énergétiques nécessaires à la relative activité de prolifération dont ces cellules sont douées ne permettaient pas une grande activité de sécrétion. Les cellules constamment néoformées dans ce foyer de prolifération, dans ce *méristème* diffus, se métamorphosent en cellules adultes et différenciées et assurent ainsi la croissance des diverses parties du thalle des Laminaires, organisme hautement différencié, dont la constitution sera brièvement esquissée ici ; il importe, toutefois, de souligner, auparavant, la notion nouvelle avec laquelle on vient de prendre contact : la croissance d'une Laminaire est déterminée par l'activité d'un ensemble de cellules spécialisées dans un rôle de prolifération. Un appareil végétatif de Laminaire n'est donc nullement le produit d'une agglomération de filaments élémentaires. Cet organisme offre, à l'état adulte, une structure très compliquée, objet des études de nombreux algologues ; avec Oltmanns (1922), on y peut distinguer deux parties fondamentales : *l'écorce* et le *corps central*. L'écorce est formée par les six ou huit assises cellulaires les plus superficielles ; les cellules qui la constituent sont caractérisées par un appareil chlorophyllien très développé, c'est-à-dire par de nombreux et volumineux phéoplastes ovoïdes ; le rôle de ces cellules est donc évidemment *assimilateur*. Le corps central comprend, au contraire, des cellules peu colorées, ne possédant que quelques très petits phéoplastes et présentant tout au moins une tendance à l'allon-

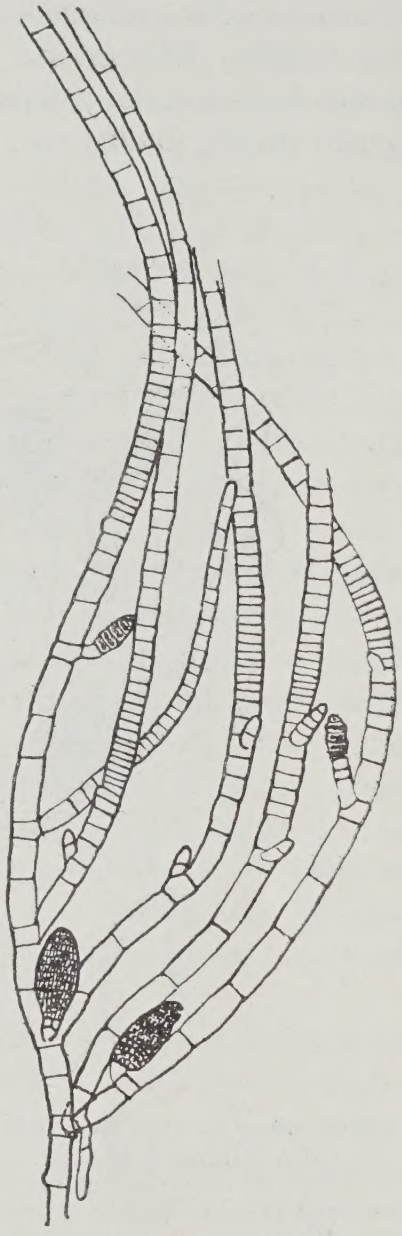


Fig. 445. — Fragment d'un thalle d'*Ectocarpus paradoxus*, montrant les régions de croissance (méristèmes), formées de cellules tabulaires, sur le trajet de chaque ramification. Quatre sporanges pluriloculaires (deux très jeunes, deux autres adultes) sont visibles à l'extrémité de très courtes ramifications du thalle (d'après Kuckuck).

gement. Les plus internes de ces cellules, celles qui constituent la *moelle*, sont très allongées ; elles sont disposées bout à bout,de manière à former de longs filaments ramifiés et entrecroisés en tous sens dans une masse mucilagineuse résultant de la gélification des parois. Les algologues qui ont étudié l'anatomie des Laminaires ont distingué, parmi ces filaments médullaires, des variétés différant par la dimension des cellules ou la disposition des parois transversales ; mais il est manifeste que la plupart de ces éléments jouent un *rôle conducteur* : leur appareil vacuolaire est à l'état dispersé et se

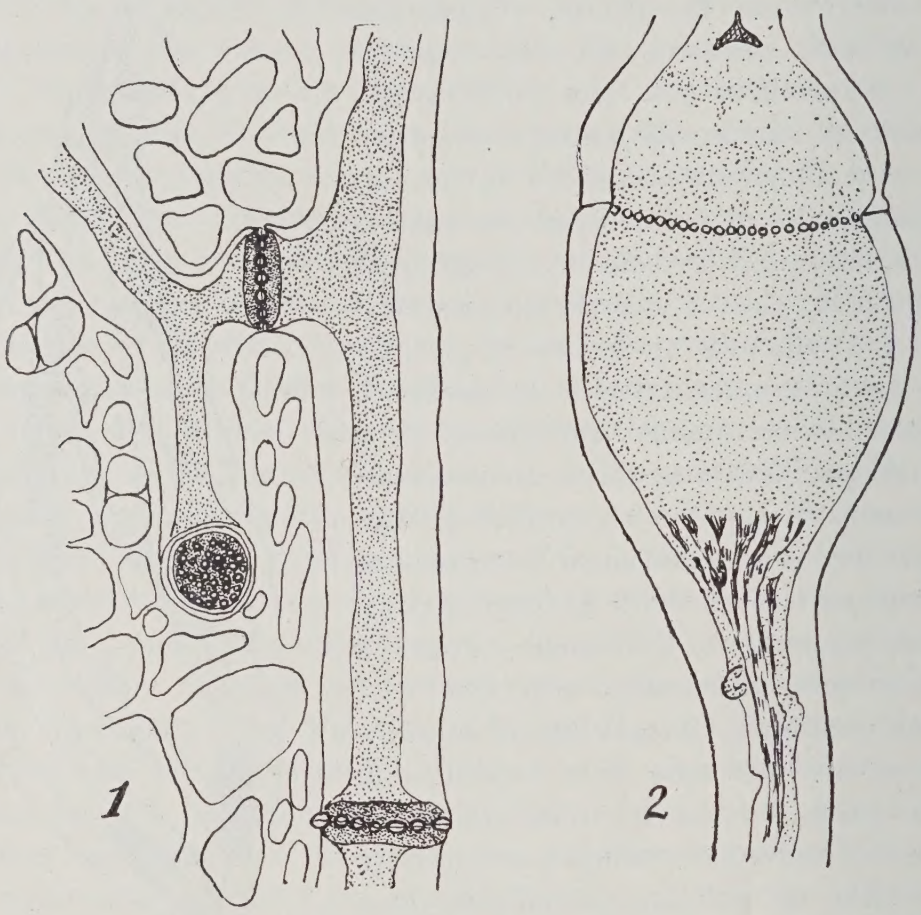


FIG. 446. — 1. Tubes criblés de *Macrocystis*, présentant trois cloisons transversales criblées recouvertes d'un enduit callosique (d'après WILLE, 1884). — 2 .Extrémités de deux cellules contiguës d'un tube criblé vieux de *Macrocystis* : la paroi transversale criblée est recouverte d'amas callosiques (d'après SYKES, 1908).

trouve polarisé contre les parois transversales (cf. p. 327), lesquelles présentent, chez certaines espèces et dans certains filaments médullaires, tout au moins, de très remarquables caractères ; les travaux de SETCHELL, OLIVER, WILLE, SYKES ont fait connaître, en effet, que, chez les grandes Laminaires (*Macrocystis* et *Nereocystis*) et même chez *Laminaria* (SYKES), les cloisons transversales sont perforées, dans certains filaments médullaires, par de nombreux et volumineux plasmodesmes ; quand ces cellules vieillissent, un enduit callosique se dépose de chaque côté de ces *cloisons criblées* et en oblitère les perforations, tandis que le protoplasma disparaît ; on donne à ces cellules manifestement conductrices le nom de cellules à cloisons criblées, ou, plus brièvement, de *cellules* ou *tubes criblés* (fig. 446).

Mais le thalle des Laminaires ne comprend pas seulement des éléments conducteurs et des éléments assimilateurs. Chez de nombreuses Laminariacées, en effet, on observe, dans la profondeur de l'écorce, un système de lacunes canaliculaires ramifiées, anastomosées en réseau et communiquant avec l'extérieur par un grand nombre de puits très fins disséminés entre les cellules des assises corticales ; ces canaux, auxquels GUIGNARD a consacré une étude devenue classique, sont remplis d'un abondant mucilage qui, se répandant à la surface du thalle, est responsable de la viscosité de celui-ci ; or, ce mucilage est évidemment sécrété par l'activité de cellules spéciales, petites, dépourvues de pigments et de plastes différenciés, pourvues d'un cytoplasme dense, formant de petits groupes irréguliers dispersés dans le fond des canaux mucifères. On peut donc distinguer, dans un thalle de Laminaire, trois variétés au moins de cellules différenciées : des cellules spécialisées dans un rôle assimilateur, dans un rôle conducteur, dans un rôle sécréteur. Tous les organes des êtres supérieurs sont ainsi constitués, comme le stipe ou la fronde d'une Laminaire, par un assemblage de groupements cellulaires différenciés en vue d'exercer certaines fonctions ; cette notion essentielle a été introduite dans la Science par l'anatomiste BICHAT ; à ces ensembles de cellules ayant toutes même forme, même structure et mêmes fonctions, il donnait le nom de *tissus* ; puis il comparaît les tissus, formés d'unités toutes pareilles, mais susceptibles de se combiner entre eux, aux corps simples dont la notion venait de s'introduire dans la Chimie. Cette conception des tissus s'est révélée féconde et domine encore toute l'Histophysiologie des organismes supérieurs, dans les deux Règnes. Elle s'impose, dans cette étude phylogénétique de l'organisation des Végétaux, à partir des Laminaires, pourvues déjà de trois tissus nettement différenciés : *tissu assimilateur*, *tissu conducteur* et *tissu sécréteur* (1) ; on ne cessera plus de la rencontrer désormais.

d) Le méristème intercalaire qui assure la croissance des Laminaires est diffus ; c'est-à-dire qu'il comprend un très grand nombre de cellules, dont chacune, contenant des plastes, petits, mais très colorés, n'est pas encore très étroitement spécialisée dans son rôle de prolifération. Par contre, la croissance des organismes qui vont être envisagés maintenant est sous la dépendance d'un méristème extrêmement localisé, limité, mais dont les cellules sont, en revanche, profondément adaptées à leur rôle ; ce méristème, qui conditionne la croissance en longueur de la plante, peut même être essentiellement réduit, dans certains des objets en question, *à une seule cellule*, située aux extrémités, aux sommets des ramifications de la plante, cellule à laquelle on donne, en raison de cette localisation, le nom de *cellule apicale* (*apex* = sommet). Cette cellule, qui se divise activement, se dis-

1. Dans le stroma constituant le carpophore des Champignons supérieurs ou dans l'appareil végétatif des Algues du type *Scinaia-Furcellaria*, on observe aussi des ensembles distincts de cellules ayant toutes mêmes formes, même structure et mêmes fonctions ; mais ces ensembles sont, par leur origine, hétérogènes, puisqu'ils résultent de l'agglomération de filaments élémentaires, et non des divisions d'un méristème ; aussi peut-on leur réserver le nom de *faux-tissus*, terme synonyme de stroma ou plectenchyme.

tingue, en général, de toutes les autres par sa taille et sa structure ; elle offre des dimensions particulièrement élevées et contient un appareil chlorophyllien réduit, c'est-à-dire un petit nombre de petits chloroplastes.

La cellule apicale apparaît, dans la série, chez des Algues d'organisation relativement simple, telles que les *Ceramium*, les *Spyridia*, etc..., Rhodophycées du groupe des Céramiacées. Elle offre les mêmes caractères chez la plupart des Delesseriacées et des Rhodomélacées; c'est parmi ces dernières,

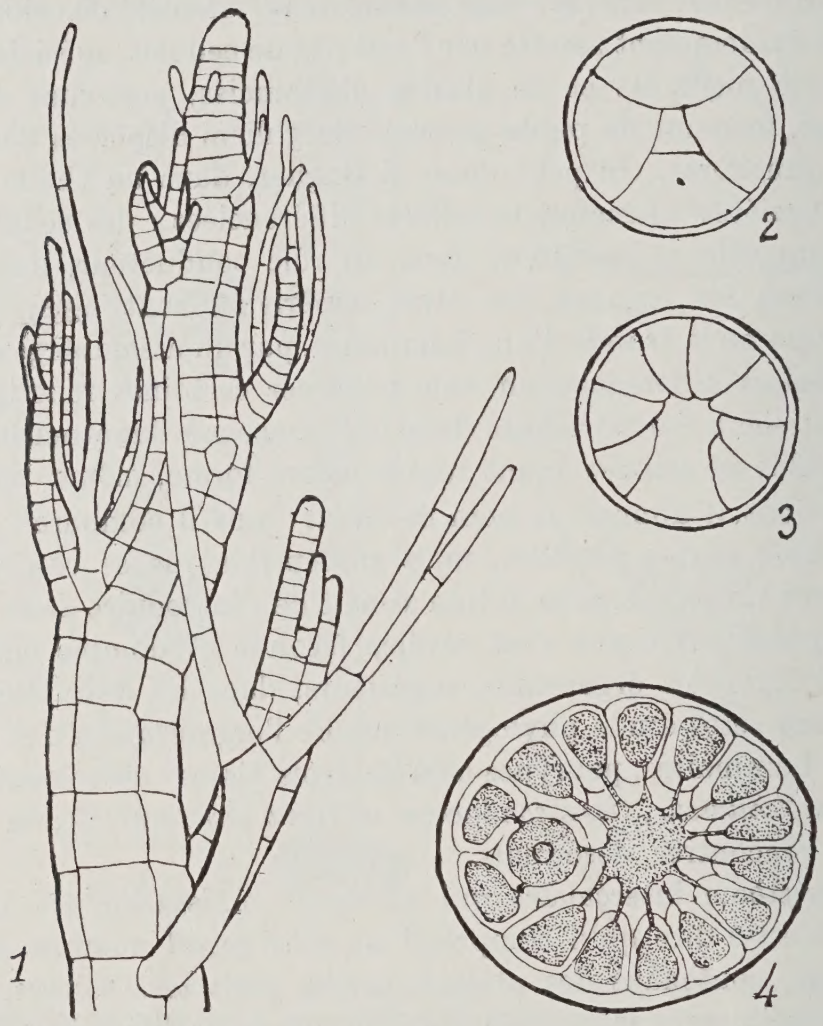


FIG. 447. — 1. Extrémité d'un rameau de *Polysiphonia sertularioides* montrant la cellule apicale, les cellules subapicales tabulaires, les articles sous-jacents, avec cloisons radiales, et le mode de ramification du thalle. — 2, 3. Formation des cellules péricentrales observée dans des coupes transversales d'une région encore jeune d'un thalle de *Polysiphonia fastigiata*. — 4, Coupe transversale d'une partie adulte du thalle de *P. fastigiata*, montrant la cellule centrale et les cellules péricentrales (d'après FALKENBERG, 1901).

objets d'une monographie justement classique de FALKENBERG (1901), que l'on en cherchera des exemples.

Les *Polysiphonia* sont des Rhodomélacées dont l'appareil végétatif offre, à l'œil nu, l'aspect de touffes délicates de filaments assez fins. Une cellule apicale existe à l'extrémité de chacun de ces filaments (fig. 447) ; c'est une cellule en forme de pain de sucre qui ne cesse de se diviser, par une cloison horizontale ou légèrement oblique, en deux parties inégales ; la

partie supérieure, la plus grande, s'agrandit encore jusqu'à retrouver son volume antérieur, reste cellule apicale et fonctionne indéfiniment de même manière ; la partie inférieure, en forme de cylindre très aplati, subit une division transversale ; puis les deux nouvelles cellules se divisent elles-mêmes transversalement, processus qui se répète un assez grand nombre de fois pour que, sous la cellule apicale, on puisse constamment observer une file de quatre à dix cellules également aplaties ; celle de ces cellules la plus éloignée du sommet est alors divisée, par une cloison courbe, perpendiculaire aux parois transversales, en deux compartiments inégaux ; à mesure que cet article, primitivement bicellulaire, s'éloignera, par suite du processus ininterrompu d'allongement, du sommet, de nouvelles cloisons, semblables à la première, apparaîtront à sa périphérie ; aussi sera-t-il bientôt constitué d'une cellule centrale entourée d'un anneau de cellules périphériques,dites *péricentrales*; celles-ci se multiplieront, assurant ainsi un accroissement du thalle en épaisseur, sans que la structure d'ensemble soit altérée : le thalle entier sera formé d'une succession d'articles provenant chacun du cloisonnement d'une cellule tabulaire sous-apicale, et constitués chacun d'une cellule axile entourée de cellules périphériques.

Les cellules axiles des divers articles sont unies l'une à l'autre par un volumineux plasmodesme ; leur appareil chlorophyllien, issu, sans changement, de celui de la cellule apicale, est très réduit ; il est constitué, par quelques petits rhodoplastes peu colorés ; les cellules périphériques, dont chacune est unie à la cellule axile correspondante par un fin plasmodesme, contiennent de nombreux rhodoplastes, volumineux, très pigmentés, résultant du développement des petits plastes délivrés par la cellule apicale. On doit admettre que l'ensemble des cellules axiles constitue un *tissu conducteur* rudimentaire, servant à transporter, vers les lieux de consommation active que sont les méristèmes et les éléments reproducteurs. (carpospores), des matériaux nourriciers synthétisés dans les cellules périphériques, cellules directement exposées à la lumière et dont l'ensemble, désigné sous le nom d'*écorce*, constitue évidemment un tissu *assimilateur*. Enfin, il importe d'indiquer que les ramifications du thalle sont ébauchées d'une manière très régulière, dans la région méristématique, à faible distance de la cellule apicale : une des cellules aplaties qui constituent cette région émet, en un point de sa périphérie, une protubérance hémisphérique qui, bientôt, s'agrandit, offre la forme d'un pain de sucre et s'isole de la cellule-mère par une cloison ; une nouvelle cellule apicale est constituée, qui, fonctionnant exactement comme la cellule apicale du rameau d'ordre immédiatement supérieur, donnera naissance à une ramification nouvelle.

Le rôle et l'importance de la cellule apicale seront mieux mis en évidence encore par l'étude d'autres Rhodomélacées, les *Laurencia*. La cellule apicale des *Laurencia* offre un caractère remarquable : la cloison qu'elle forme à chaque instant n'est jamais parallèle à sa base, mais toujours *très oblique* ; elle est si oblique qu'elle s'insère en partie sur la base même de la cellule apicale ; ainsi, la projection de cette cloison sur un plan n'est-elle pas,comme

chez les *Polysiphonia*, un cercle complet, mais un arc de cercle fermé par sa corde. Or, les cloisons obliques que forme successivement la cellule apicale ne sont pas détachées dans le même sens ; elles sont, au contraire, alternativement détachées dans trois directions différentes, de manière à être orientées, les unes par rapport aux autres, à peu près comme trois des faces d'un tétraèdre ; on dit que la cellule apicale des *Laurencia* est *tétraédrique*. Chacune des cellules qu'elle détache ainsi à chaque instant se divise, par deux cloisons perpendiculaires l'une à l'autre, comme le montre la fig. 449, *2*, en trois éléments plus petits ; l'un donnera naissance, par sa prolifération, à des cellules périphériques, contenant de gros rhodoplastes ; l'autre produira, en se multipliant, des cellules axiles, volumineuses, mais à peine colorées par des rhodoplastes très réduits ; le troisième, enfin, deviendra, par une série de processus qu'il est impossible d'indiquer ici, l'ébauche d'une ramification du thalle ; aussi, ces ramifications sont-elles

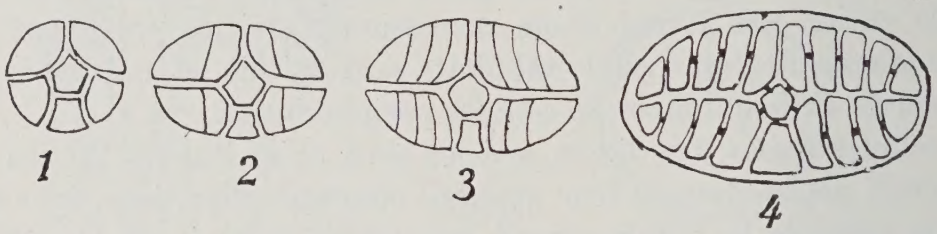


FIG. 448. — Coupes transversales dans des régions de plus en plus âgées du thalle d'*Amansia glomerata*. — En 1, à un niveau peu éloigné de la cellule apicale, la structure est celle d'un thalle de *Polysiphonia* ; de 2 à 4, cloisonnements des cellules péricentrales et acquisition de la structure dorsiventrale (d'après FALKENBERG, 1901).

disposées sur trois lignes longitudinales présentant entre elles un écartement, défini par le fonctionnement alternatif des trois faces actives du tétraèdre apical ; cet écartement est, en effet, toujours sensiblement égal au tiers du tour de spire complet que dessine, à la surface d'un rameau, la ligne joignant les points d'insertion de trois ramifications consécutives.

Ces deux exemples suffisent à montrer le rôle essentiel que tient la cellule apicale ; son fonctionnement règle non seulement, toujours, la croissance en longueur des Végétaux qui en sont pourvus, mais encore, dans certains cas, la disposition réciproque des organes. Les thalles dont la croissance et la morphologie sont commandées par l'activité de leurs cellules apicales et des quelques éléments méristématiques qui dérivent immédiatement de celle-ci, sont des organismes hiérarchisés dans une certaine mesure ; ce sont les Végétaux les plus centralisés dans un Règne caractérisé par une centralisation organique toujours très faible.

Les rameaux des *Polysiphonia* ou des *Laurencia* sont cylindriques. Chez d'autres Rhodomélacées, il en est tout autrement. Dans le genre *Amansia*, par exemple, les parties les plus jeunes du thalle sont cylindriques et présentent, en coupe transversale, une cellule axile, entourée de cinq cellules péricentrales, comme chez les *Polysiphonia* (fig. 448, *1*) ; mais ces dernières ne tardent pas à proliférer, comme le montre la figure 448 (*2* à *4*), de manière à constituer, de chaque côté de l'axe, un massif cel-

lulaire aplati ; ainsi se constitue un thalle dorsi-ventral, présentant, dans son ensemble, l'aspect d'une lame découpée, sur la ligne médiane de laquelle l'ensemble des cellules de l'axe dessine une nervure ; on retrouve, dans un tel appareil végétatif, tous les éléments d'une vraie feuille, avec son parenchyme assimilateur, ici formé par la prolifération des cellules péricentrales, et son appareil conducteur, ici constitué par les cellules de l'axe. Mais cette disposition va s'accentuer chez d'autres Rhodomélacées. *Polyzonia elegans*, par exemple, présente deux sortes de rameaux : des rameaux « longs », ramifiés, cylindriques, offrant, avec leur axe entouré d'une écorce de cellules péricentrales, une structure du type *Polysiphonia* ; sur ces rameaux « longs » sont insérés, à des intervalles réguliers, des appendices foliacés et dentés, que l'on peut interpréter comme de très courtes branches pectinées dont les ramifications sont devenues coalescentes par prolifération, autour de l'axe ramifié, des cellules assimilatrices ; à chaque dent de ces appendices foliacés correspond, en effet, une file de cellules axiles. L'ensemble du thalle, avec les rameaux longs, véritables tiges, et les rameaux courts, véritables feuilles à nervure ramifiée, ressemble, d'une manière frappante, à un Végétal supérieur ; le type morphologique de ceux-ci est déjà réalisé, dans ses traits essentiels, chez ces Rhodomélacées.

Dans la série des Delesseriacées, chez les Algues rouges, dans celles des Sphacélariales, Dictyotales et Fucales chez les Algues brunes, dans la série des Bryophytes enfin, on retrouve aisément une évolution comparable à celle que présentent les Rhodomélacées. Dans toutes ces plantes, la croissance de l'appareil végétatif est conditionnée par le fonctionnement d'une cellule apicale, cylindrique (fig. 449, *1*) chez les Delesseriacées, les Dictyotales ou les Sphacélariales (1), en forme de coin chez les Hépatiques dorsiventrales (à thalle aplati ; fig, 449, *3*), tétraédrique chez les Mousses (2), pyramidale chez les *Fucus* (fig. 449, *4*), renfermant toujours de très petits plastes faiblement colorés.

Les Sphacélariales contiennent des formes plus ou moins comparables, morphologiquement, aux *Polysiphonia*, avec un appareil végétatif constitué de rameaux cylindriques faits d'une succession d'articles, dont chacun, dérivé tout entier des cloisonnements d'une cellule sous apicale, comprend une écorce très pigmentée, assimilatrice, et un axe, très peu coloré, à rôle sans doute surtout conducteur.

Chez les Delesseriacées, les Fucales et les Bryophytes, l'évolution morphologique est plus avancée : les *Caloglossa*, dans la série des Delesseriacées,

1. La cellule apicale des Sphacélariales (et, notamment, d'*Halopteris scoparia*), est un objet d'étude bien connu des cytologistes (STRASBURGER, SWINGLE, ESCOYEZ, etc...) ; c'est, en effet, une longue cellule cylindrique, visible à l'œil nu, et contenant en abondance des composés phénoliques qui lui confèrent une teinte brune, « brûlée », caractéristique ; aussi l'appelle-t-on parfois *sphacèle* (de σφακελος = brûlure), terme dont l'Ordre tout entier a tiré son nom.

2. La cellule apicale des Mousses, comme celle des *Laurencia*, détache des cellules filles alternativement disposées comme trois faces d'un tétraèdre et dont chacune, forme une ébauche de feuille. Aussi ces feuilles sont-elles typiquement disposées comme les rameaux de *Laurencia*, suivant trois files longitudinales avec divergence d'un tiers.

les *Fucus* dans celle des Fucales, les Hépatiques « à thalle » dans celle des Bryophytes sont tous caractérisés par un appareil végétatif en forme de ruban ramifié et nervé ; les assises cellulaires superficielles, celles qui constituent plus ou moins exclusivement les deux bandes lamelleuses latérales et recouvrent la nervure, sont directement exposées à la lumière ; elles contiennent des plastes très volumineux, provenant du développement de ceux de la cellule apicale et constituent un tissu assimilateur ; dans la

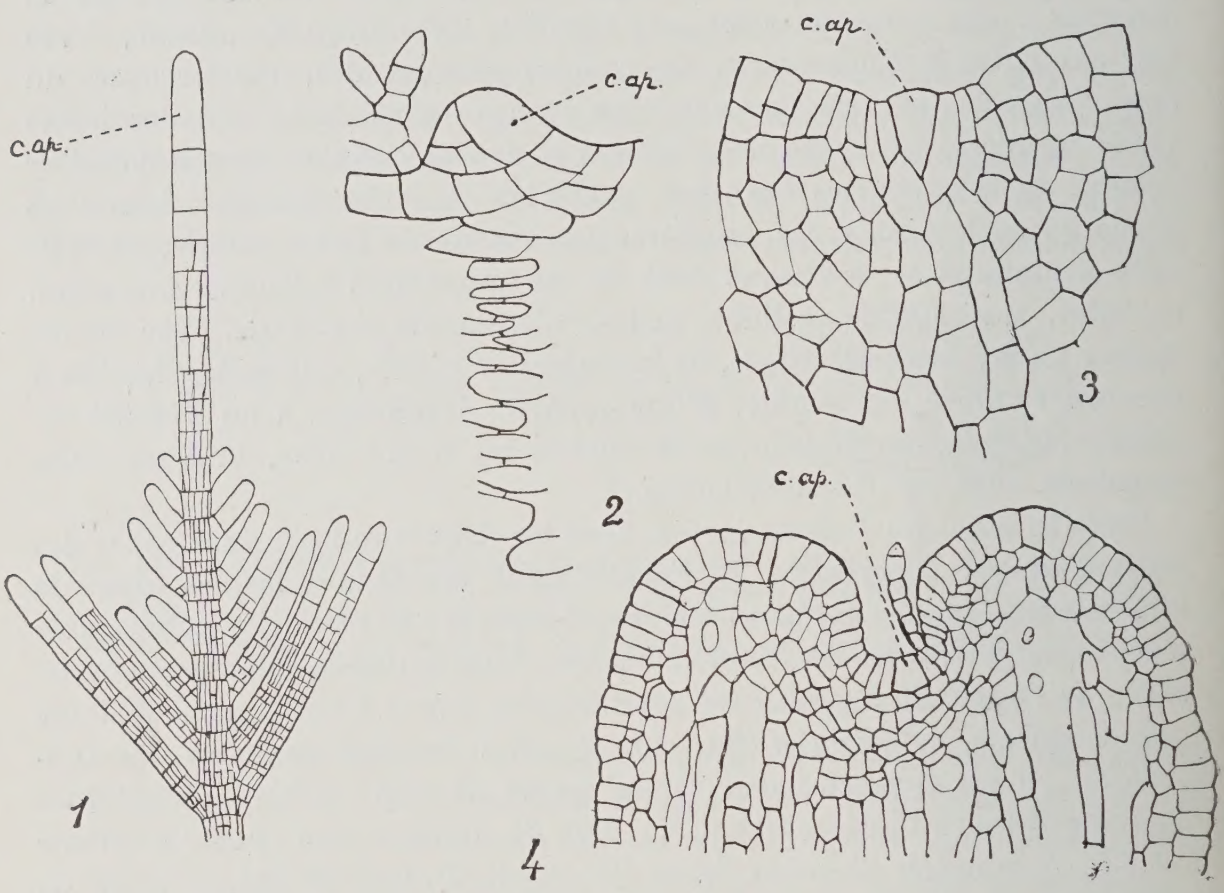


Fig. 449. — Divers types de cellules apicales. — 1, Point végétatif principal et ramifications du thalle de *Sphacelaria plumigera*, terminés par une grande cellule apicale cylindrique, ou *sphacèle* (d'après Reinke, 1891). — 2, Point végétatif (coupe longitudinale) du thalle de *Laurencia papillosa* : on distingue la cellule apicale tétraédrique (*c. ap.*) ayant détaché, sur une de ses faces, un segment déjà subdivisé en trois cellules. — 3, Point végétatif d'une Hépatique dorsiventrale (*Metzgeria*), montrant la cellule apicale en forme de « coin » (*c. ap.*) ; celle-ci détache, sur ses faces planes, opposées l'une à l'autre, deux cellules qui, par leurs cloisonnements, assureront l'accroissement en longueur du thalle aplati (d'après Chodat, 1920). — 4, Point végétatif (coupe longitudinale) d'un thalle de *Fucus vesiculosus*, avec la cellule apicale (*c. ap.*) en forme de pyramide quadrangulaire tronquée (d'après Oltmanns, 1889).

nervure médiane sont localisées des files de cellules allongées et ramifiées, soustraites, par l'écran des assises superficielles, à l'action directe de la lumière, et ne contenant que de très petits plastes, semblables à ceux de la cellule apicale ; ces éléments constituent un tissu conducteur ; les cellules qui forment ce tissu présentent, en effet, des adaptations évidentes à un rôle de conduction ; et, chez les *Fucus* tout au moins, ces cellules spécialisées ne sont pas sans rappeler, par leurs caractères morphologiques et cytolo-

giques, celles que l'on a décrites plus haut dans la moelle des Laminaires.

Chez d'autres plantes appartenant aux mêmes groupes, c'est-à-dire chez les *Delesseria*, dans la série des Delesseriacées, les *Cystoseira* et les *Sargassum*, dans la série des Fucales, les Hépatiques à feuilles et les Mousses dans la série des Bryophytes, le même progrès dans l'organisation est réalisé que chez les *Polyzonia* dans la série des Rhodomélacées : l'appareil végétatif comprend des « tiges » cylindriques, plus ou moins ramifiées, sur lesquelles sont insérées des « feuilles » nervées ; dans les tiges et dans les nervures des feuilles est localisé le tissu conducteur ; le tissu assimilateur constitue essentiellement les parties planes des feuilles et forme un revêtement continu, sur la tige et sur les nervures, autour des faisceaux d'éléments conducteurs.

e) Le dernier type, le type le plus achevé d'organisation qui sera ici envisagé est réalisé chez les *Végétaux vasculaires*. Du point de vue de leur morphologie externe,les Végétaux vasculaires,c'est-à-dire les Ptéridophytes et les Phanérogames prolongent directement les types supérieurs d'Algues ou de Bryophytes : leur appareil végétatif comprend, en effet, une tige, organe à rôle essentiellement conducteur, pourvue de feuilles nervées ; dans ces nervures sont localisés des éléments conducteurs, émanation de ceux de la tige ; entre les nervures, et à leur surface, sont disposés des éléments assimilateurs. Mais ces Végétaux sont tous pourvus d'un tissu vasculaire, c'est-à-dire d'un système de conduits par lesquels l'eau peut très rapidement circuler ; cette innovation est d'une portée capitale car elle implique des conséquences qui caractérisent essentiellement l'organisme des Végétaux supérieurs : grâce à ces conduits, la plante, peut, en effet, donner un développement quelconque à ses organes aériens, dresser ceux-ci à de grandes hauteurs au-dessus du sol, sans que l'eau, puisée dans le sol, cesse d'affluer aux extrémités les plus lointaines ; — un organe apparaît, dont le rôle essentiel est de capter l'eau du sol, pour en fournir constamment la plante : c'est la *racine* ; les Mousses, Végétaux aériens sans tissu vasculaire, dans lesquels, par conséquent, l'eau ne peut circuler rapidement, ne possèdent pas de racines ; leur organisme, ne saurait s'éloigner du substratum humide duquel il tire l'eau, à chaque instant, par des phénomènes d'imbibition ou de capillarité, et reste donc de petite taille ; enfin, une seule cellule apicale ne saurait, par ses divisions répétées, suffire à assurer la croissance de ces très volumineux organismes ; à la cellule apicale se substitue peu à peu (1), à l'extrémité des tiges et des racines, un ensemble de nombreuses petites cellules indifférenciées, susceptibles d'une très active prolifération, constituant un méristème de type nouveau, et particulièrement efficace. On sait (cf. fig. 15) que l'on distingue souvent, dans le méristème des racines des Phanérogames, trois régions emboîtées

1. Des cellules apicales existent encore dans certains groupes de Ptéridophytes : chez les Filicinées, les Hydroptéridinées et les Equisétales, une cellule apicale tétraédrique existe à l'extrémité de chacune des ramifications de la tige ou de la racine ; chez les Sélaginelles, la cellule apicale est *facultative* : elle existe ou manque à l'extrémité des organes ; chez les *Lycopodium* et les *Isoetes*, enfin, et chez toutes les Phanérogames, on n'observe jamais de cellule apicale.

l'une dans l'autre et dites *histogènes* : tous les tissus des organes adultes dérivent évidemment, en effet, de la différenciation des cellules embryonnaires dont elles sont constituées. L'histogène le plus externe est le *dermatogène*, ensemble de cellules superficielles qui, chez les Dicotylédones, produit, par ses cloisonnements, la coiffe et l'épiderme et, chez les Monocotylédones, exclusivement la coiffe. Le second histogène, ou *périblème*, est un ensemble de cellules qui, chez les Dicotylédones, produirait exclusivement l'écorce et l'épiderme. Enfin, l'histogène le plus profond est le *plérome* qui, chez les Monocotylédones comme chez les Dicotylédones, engendrerait, par sa prolifération, les cellules du cylindre central. Chacune de ces régions méristématiques serait elle-même produite par l'activité d'une cellule initiale (fig. 450, *1*, *i*, *i*). Des subdivisions analogues ont été reconnues dans

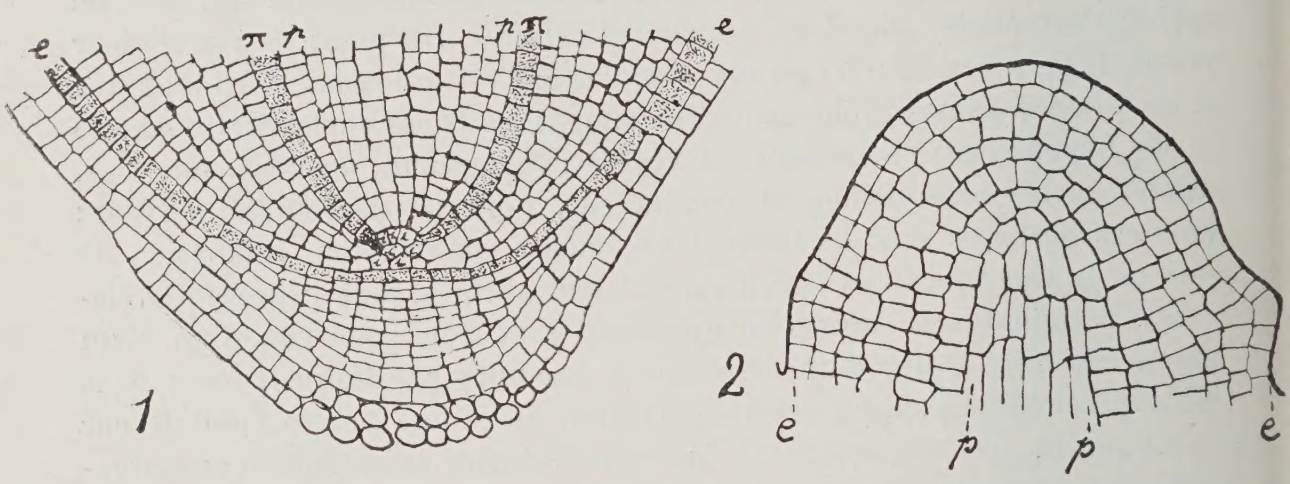


FIG. 450. — 1, Coupe longitudinale du méristème d'une racine d'*Helianthus annuus* (schématique) ; les « initiales » sont indiquées par les lettres *i*, *i*. Le dermatogène (*e*) est l'assise périphérique dont les cellules sont figurées en pointillé. — Le périblème est l'ensemble des cellules comprises entre l'assise *e* (dermatogène) et l'assise π. Celle-ci est l'assise la plus externe du plérome, *p* (d'après REINKE). — 2, Coupe longitudinale du méristème d'une tige d'*Hippuris vulgaris* (schématique). *e*, *e*, sections du dermatogène. — *p*, *p*, section du plérome. — Le périblème est situé entre le dermatogène et le plérome (d'après CHODAT, 1920).

le méristème de la tige, avec cette seule différence que les cellules initiales ne sont plus cachées sous une coiffe, mais superficielles (fig. 450, *2*). On tend actuellement à considérer ces notions, exposées dans la plupart des anciens ouvrages classiques, comme surtout théoriques : les cellules initiales des tiges ou des racines des Phanérogames ne se distinguent, en effet, par aucun caractère précis, des autres cellules embryonnaires du méristème et celui-ci paraît constituer, à l'extrémité même de l'organe, un ensemble uniforme ; la distinction entre dermatogène, périblème et plérome ne devient guère possible qu'à un niveau quelque peu inférieur, quand les cellules ont déjà subi un début de différenciation (1).

1. La tige et la racine des Végétaux vasculaires présentent toujours une croissance commandée par l'activité d'un méristème terminal. Mais les feuilles de ces plantes ne présentent un tel méristème que tout au début de leur développement ; très tôt, le point végétatif terminal se différencie et, par conséquent, disparaît ; la croissance est assurée, dès lors, par l'activité d'un ensemble de cellules déjà légèrement différenciées, situé dans une région plus ou moins éloignée du sommet de l'organe.

Il n'est pas surprenant que la division du travail physiologique atteigne, dans ces volumineux organismes un degré que l'on n'observe pas chez les Végétaux inférieurs. On a reconnu, chez ceux-ci, l'existence très générale de deux tissus : un tissu assimilateur et un tissu conducteur ; chez les Laminaires et, même, souvent déjà, dans le carpophore des Eumycètes, existe, en outre, un tissu sécréteur. Ces trois sortes de tissus sont largement représentés chez les Végétaux vasculaires ; mais ils y offrent des caractères plus complexes et, en outre, d'autres tissus s'associent ici à eux. Le *tissu conducteur*, d'abord, dont les fonctions ont été définies plus haut, est incomparablement plus différencié chez les Végétaux vasculaires que chez les Thallophytes ; les plantes vasculaires comportent, de plus : des *tissus de soutien*, auxquels tiges, feuilles et racines doivent leur résistance ; des *tissus de revêtement* qui constituent à la surface des organes une enveloppe protectrice ; enfin des *tissus conjonctifs*, tissus « de remplissage », qui forment le lien entre les groupes cellulaires formés par d'autres tissus et dans lesquels s'accumulent, dans certains cas, soit des matières de réserve, soit de l'eau. Il est indispensable de donner une description rapide de ces divers tissus ; on les envisagera successivement par ordre de spécialisation croissante.

Tissus conjonctifs. — Les tissus conjonctifs, souvent appelés *parenchymes*, relativement peu différenciés, sont caractérisés par des cellules renfermant de grandes vacuoles, et dont les parois restent minces et celluloso-pectiques ; en outre, le plus souvent, le chondriome des cellules conjonctives, cellules dont l'activité de prolifération est nulle ou réduite à l'extrême, sécrète activement. La texture de ces tissus est rarement serrée : entre les cellules existent des méats, parfois confluents, de manière à constituer de vastes lacunes (tissus lacuneux). On distinguera trois variétés principales de tissus conjonctifs.

a) Les *parenchymes à réserves* sont une variété de tissu conjonctif dont les cellules, à parois restées minces, élaborent des produits de réserve, produits localisés, soit directement dans le cytoplasma (glucosides dissous dans les vacuoles ou inclusions huileuses), soit dans les chondriosomes (amidon).

b) Les *parenchymes chlorophylliens* sont caractérisés par des cellules à parois restées minces, contenant des chloroplastes plus ou moins nombreux.

c) Les *parenchymes aquifères* sont caractérisés par des cellules à parois restées minces, dont chacune renferme une énorme vacuole et un chondriome complètement inactif.

Tissu assimilateur. — Caractérisé par la présence, dans les cellules, de nombreux et gros chloroplastes, ce tissu est développé dans toutes les parties vertes des Végétaux supérieurs, et n'est pas toujours nettement distinct du tissu parenchymateux chlorophyllien. Il est cependant bien différencié sous l'épiderme supérieur des feuilles : il se présente alors sous forme de cellules hautes, bourrées de chloroplastes, disposées normalement

à la surface, et serrées parallèlement les unes aux autres comme le sont les éléments d'une palissade (*tissu palissadique*).

Tissus de soutien. — Ils appartiennent à deux types ; le tissu de soutien celllulosique et le tissu de soutien lignifié.

Le tissu cellulosique de soutien, ou *collenchyme*, est formé de cellules dont les parois, d'aspect nacré et toujours considérablement épaissies, n'ont pas subi de modification chimique fondamentale : elles sont, en effet, de nature celluloso-pectique, et la répartition de la cellulose et de la pectose présente, dans ces parois, sensiblement les mêmes caractères que dans les parois de type courant. La paroi de certaines cellules collenchymateuses est uniformément épaissie ; mais, dans la plupart des cas, les épaississements sont limités aux « angles » des cellules, c'est-à-dire aux régions de la paroi qui, dans une cellule parenchymateuse banale, correspondraient aux méats ; en d'autres termes, un collenchyme typique peut être interprété comme un parenchyme dont les méats seraient comblés par une matière celluloso-pectique solide.

Le tissu lignifié de soutien, ou *sclérenchyme*, est un tissu mort. Il est constitué d'éléments courts (*cellules pierreuses*, ou *scléréides*, ou *sclérites*), ou, au contraire, allongés (*fibres*), 10, 20, 30, chez les Urticacées jusqu'à 4.000 fois (les fibres de *Boehmeria nivea* peuvent mesurer jusqu'à 22 centimètres de longueur) plus longs que larges, simples ou ramifiés. Leur paroi, très épaissie, est entièrement lignifiée ; elle est traversée, toutefois, par d'étroits canalicules au moyen desquels le protoplasma, lorsqu'il était encore présent, au cours de la différenciation de ces cellules, communiquait avec les tissus environnants.

Tissus de revêtement. — Les parois subérifiées ou cutinisées sont plus ou moins imperméables à l'air et à l'eau ; la subérification et la cutinisation transforment donc les membranes en barrières impénétrables entre les parties vivantes qu'elles enveloppent et le milieu extérieur ; ainsi, les éléments subérifiés et cutinisés jouent un rôle protecteur.

La cutinisation est une transformation portant exclusivement sur une partie plus ou moins limitée de la paroi cellulaire : la face externe de la paroi, dans les cellules recouvrant l'épiderme des tiges et des feuilles, est cutinisée, et tous ces feuillets cutinisés, soudés latéralement les uns aux autres, constituent une mince pellicule dont il est facile de vérifier la faible perméabilité, la cuticule. On sait aussi que les grosses gouttes terpéniques qui restent dans les cellules peuvent être enveloppées et séparées du cytoplasma par une mince lamelle cutinisée (cf. p. 652). Les cellules cutinisées restent vivantes, mais ne peuvent subir aucune spécialisation ultérieure.

La subérification porte, au contraire, sur toute la paroi cellulaire, et les cellules ainsi transformées ne tardent pas à mourir. Les cellules subérifiées constituent un tissu protecteur, le liège, qui constitue un manchon plus ou moins épais autour des tiges et des racines ayant atteint un certain développement. Les cellules subérifiées se forment à partir de cellules parenchy-

mateuses qui subissent un cloisonnement analogue à celui par lequel naissent les cellules cambiales ; mais les cellules aplaties qui se transforment en liège ne s'allongent pas.

Tissus conducteurs. — Il existe, chez les Végétaux vasculaires, deux types bien distincts de tissus conducteurs : un *tissu conducteur vivant*, constitué par les *tubes criblés* du liber et un *tissu conducteur mort*, constitué par des éléments lignifiés, les *vaisseaux*, manifestement adaptés en vue de la conduction. Malgré les différences histologiques essentielles, auxquelles correspondent, évidemment, des différences de même ordre dans le mécanisme fonctionnel, qui séparent ces deux tissus, il est d'usage de les étudier simultanément : tous deux assurent, en effet, la répartition de fluides nourriciers à l'intérieur de la plante et, du point de vue anatomique, sont toujours associés en un système bien défini : le système *cribro-vasculaire*, ou *libéro-ligneux*, système dont les morphologistes étudient les dispositions diverses, à la fois dans les différents groupes de Végétaux vasculaires et au cours de l'ontogenèse de l'individu. On envisagera successivement ici le tissu criblé, puis le tissu vasculaire.

Tissu criblé. — Le tissu criblé assure, on le sait, la circulation de la *sève élaborée*, solution aqueuse de matières organiques (glucides, protides) élaborées dans les feuilles et destinées aux organes de réserve ou aux lieux de consommation. Les cellules caractéristiques de ce tissu, ou *cellules criblées*, ou *tubes criblés*, sont des éléments plus ou moins allongés présentant, dans les caractères de leurs parois et dans ceux de leur contenu, des signes manifestes de leur spécialisation.

Les parois des tubes criblés, restées celluloso-pectiques, sont, en certains points, *criblées* de nombreux orifices relativement volumineux. Chez les Cucurbitacées, les tubes criblés d'une même file sont séparés par des cloisons transversales entièrement criblées et d'autres groupes de perforations sont épars sur les parois longitudinales. Chez la Vigne, le Peuplier, le Bouleau et de nombreuses autres Dicotylédones arborescentes, les tubes criblés d'une même file sont séparés par des cloisons très obliques, présentant, par conséquent, une grande surface et comportant plusieurs plages criblées distinctes. Chez les Gymnospermes, enfin, un troisième type de tubes criblés est réalisé : des plages criblées sont disposées non seulement sur les parois obliques séparant les éléments d'une même file, mais encore sur les parois radiales séparant les éléments de deux files voisines. Quelles que soient les dispositions des cribles, il semble que chacun des orifices dont ils sont constitués soit le siège d'un synapse (cf. p. 383), au niveau duquel se touchent les protoplasmas des cellules voisines ; ce fait a été bien mis en évidence chez diverses Dicotylédones (fig. 451) et certains travaux de Miss M. Hume paraissent indiquer qu'il en est de même chez certaines Fougères ; cette disposition serait donc générale. On notera que les membranes de ces synapses peuvent, comme ceux de l'appareil placentaire des Rhodophycées, se gonfler et faire saillie dans la cellule à laquelle elles appartiennent ; c'est à des membranes synaptiques gonflées, et toujours dans le même sens dans les

cellules d'une même file, qu'il faut attribuer, d'après MANGENOT, les aspects de « boutons muqueux » signalés jadis par LECOMTE dans les tubes criblés de certaines Dicotylédones, aspects demeurés jusqu'alors énigmatiques (fig. 451, *d*). Enfin, quand les tubes criblés cessent de fonctionner, soit temporairement, pendant la période hivernale, soit définitivement, une couche plus ou moins épaisse de callose recouvre (cf. p. 374) toutes les parties criblées et constitue, sur celles-ci, un revêtement imperméable, mais facilement soluble.

Le contenu des tubes criblés n'est connu, de manière satisfaisante, que chez les Angiospermes et, surtout, chez les Dicotylédones. Chez ces Végé-

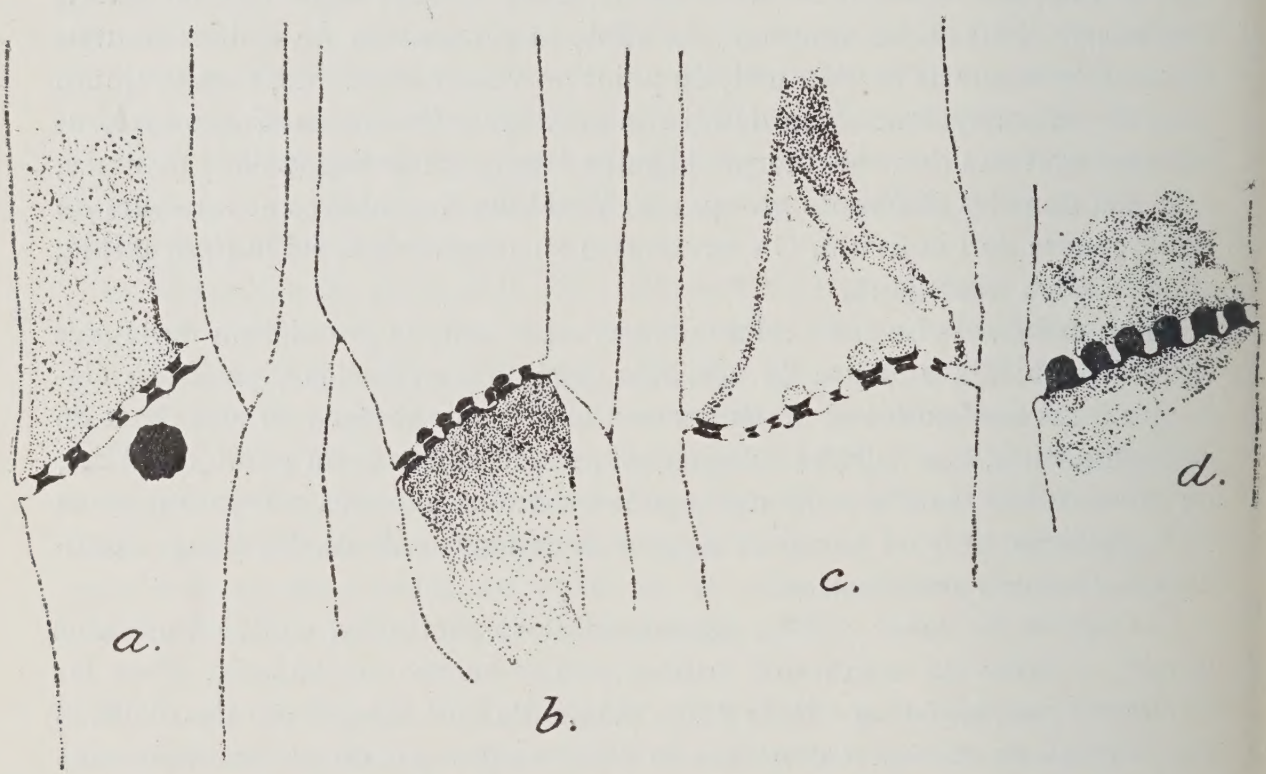


FIG. 451. — Aspect des synapses dans les perforations des cribles libériens. — *a*, chez *Urtica dioica* (on aperçoit, dans le tube criblé inférieur, une volumineuse inclusion protéique en forme de boule). — *b*, chez *Vitis vinifera*. — *c*, chez *Bryonia dioica*. — *d*, autre aspect des synapses dans les perforations de la paroi transversale chez *Bryonia dioica* : les membranes synaptiques, confondues, forment, dans chaque orifice, un volumineux bouton très colorable (phénomène de LECOMTE) [d'après MANGENOT, 1926].

taux, le protoplasma des tubes criblés subit, avant l'entrée en fonctionnement de ces cellules, des changements profonds, surtout marqués par une *disparition du noyau*. Une cellule criblée jeune, mais déjà fonctionnelle, est donc dépourvue de noyau ; elle contient une grande vacuole enveloppée d'une mince couche de cytoplasme, dans laquelle sont suspendus, au moins chez la plupart des Dicotylédones, de petits amyloplastes globuleux dont chacun contient plusieurs minuscules grains d'amidon colorables en rouge par l'eau iodée (cf. p. 547) ; ces plastes sont accumulés soit aux deux extrémités du tube, soit, plus fréquemment, à l'une des extrémités de celui-ci, toujours la même dans les tubes d'une même file (fig. 453) ; mais la substance élaboratrice de ces plastes ne tarde pas à disparaître, tandis que les grains

d'amidon, mis en liberté, restent accumulés sur place. Il existe, en outre, dans les tubes criblés de certaines Dicotylédones, des *inclusions protéiques* dont l'origine cytologique n'a pas encore été élucidée ; ces inclusions, isolées dans chaque cellule, sont surtout connues chez les Légumineuses et chez certaines Composées (*Tussilago*), où elles offrent des aspects compliqués dont la figure 452 donne une idée. Les tubes criblés des Monocotylédones ne renferment, semble-t-il, pas d'amidon ; ils contiennent, par contre, des inclusions protéiques spéciales, nombreuses dans chaque cellule, et présentant partout le même aspect de petits globules dans lesquels seraient inclus des grains plus réfringents ; MEVES a soutenu que ces globules étaient élaborés par les chondriosomes des tubes criblés jeunes ; mais cette assertion n'a jamais été vérifiée.

On ajoutera que, chez les Angiospermes, à chaque tube criblé sont toujours accolées une ou deux cellules, les cellules annexes, possédant, dans un cytoplasma plus ou moins dense, un gros noyau et des vacuoles très polymorphes (grandes vacuoles ou petites vacuoles filamenteuses ou réticulées).

Les premiers tubes criblés formés dans une tige ou une racine dérivent directement de cellules embryonnaires qui se sont allongées, puis transformées peu à peu. Mais les tubes criblés formés secondairement, lors de l'accroissement en largeur des tiges ou des racines, proviennent de la différenciation de cellules restées jusque-là à l'état conjonctif : ces cellules, primitivement globuleuses, se partagent, par deux ou trois cloisonnements successifs, de manière à former des éléments aplatis qui s'allongent ensuite suivant l'axe de l'organe ; ces éléments aplatis, appelés cellules cambiales, constituent, à un niveau déterminé dans la profondeur des tiges ou des racines ayant atteint un certain développement, une gaine continue (cambium) ; ce sont les cellules cambiales qui, par leurs divisions répétées, produisent, vers l'extérieur, de nouvelles couches de tubes criblés, vers l'intérieur, de nouvelles couches d'éléments vasculaires.

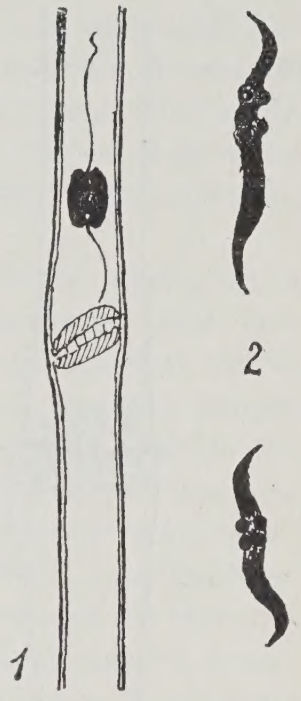


FIG. 452. — 1. Extrémités contiguës de deux tubes criblés d'une jeune plantule de Haricot ; le tube supérieur contient une inclusion protéique de forme caractéristique (la paroi transversale criblée est recouverte, sur les deux faces, de *callose*). — 2. Deux corps protéiques des tubes criblés de *Tussilago Farfara*.

Les tubes criblés ne sont pas sans rappeler beaucoup, par l'ensemble de leur structure, les cellules conductrices des Thallophytes les plus différenciés : la même polarisation des inclusions intracellulaires, polarisation évidemment en rapport avec le courant de matières organiques dissoutes, c'est-à-dire de sève élaborée, que conduisent toutes ces cellules est, comme l'indique la figure 453, un premier élément de comparaison ; la présence des synapses en est un autre. La ressemblance paraît surtout grande entre les tubes criblés des Phanérogames et ceux des Laminaires (cf. p. 988).

Tissu vasculaire. — Le tissu vasculaire assure la conduction de la *sève brute*, solution aqueuse, très diluée, de sels minéraux, puisée dans le sol et destinée aux organes de l'assimilation. Le tissu vasculaire est un tissu mort. Il est caractérisé par des éléments entièrement vidés de protoplasma et à parois incomplètement lignifiées : tout vaisseau ou toute fibre vascu-

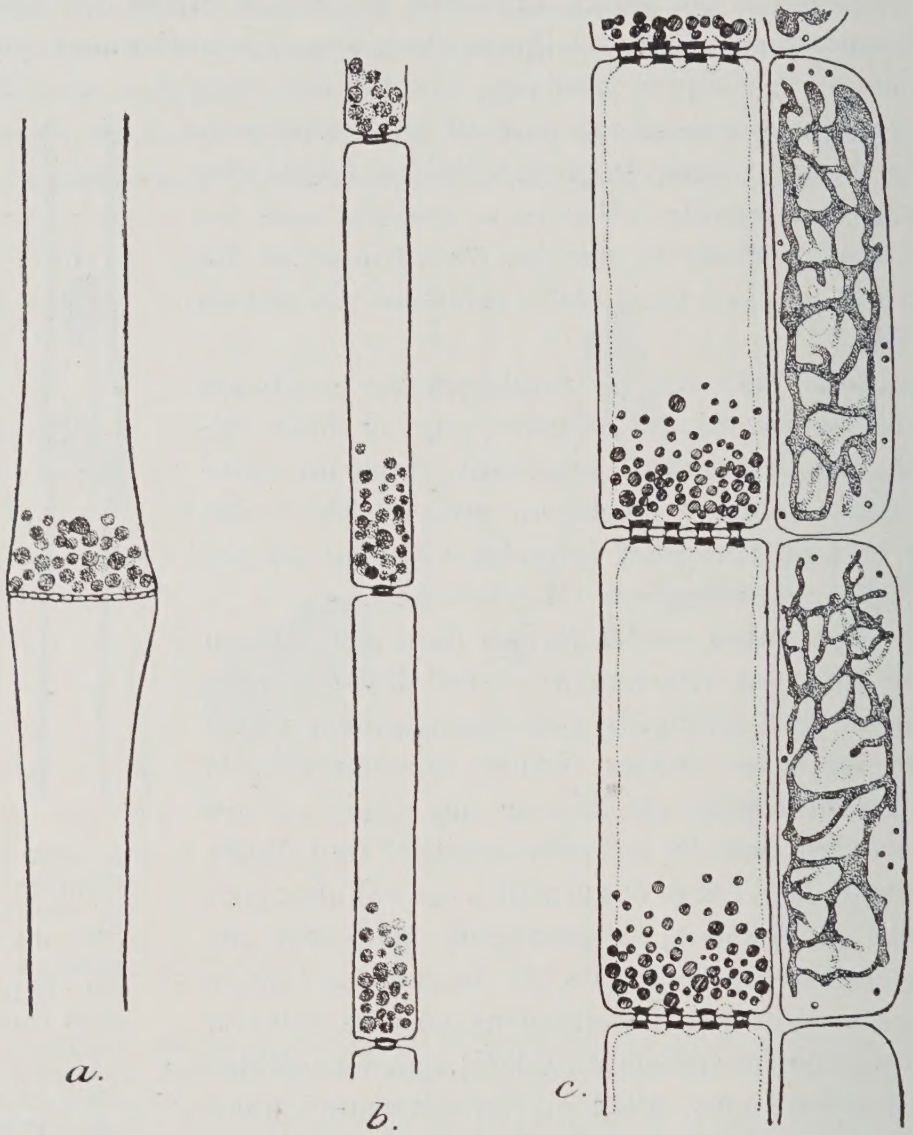


Fig. 453. — Cellules des tissus conducteurs vivants (schématique). — *a*, chez une Laminariale, *Alaria esculenta*. — *b*, chez une Rhodophycée, *Bonnemaisonia asparagoides* (noter que les cellules sont unies entre elles par un plasmodesme avec synapse). En *a* et en *b*, les vacuoles, globuleuses et polarisées contre une des parois transversales, sont figurées en gris. — *c*, cellules criblées, avec cellules annexes, des Angiospermes. Le cytoplasme des cellules annexes renferme un système vacuolaire réticulé (figuré en gris pointillé) et des granulations réfringentes (microsomes). — Le cytoplasme des cellules criblées est réduit à une couche pariétale (limitée par un trait pointillé); il renferme des grains d'amidon (disques hachurés), polarisés contre une des parois transversales. Noter les plasmodesmes avec synapse unissant les cellules criblées (d'après Mangenot, 1930).

laire comporte, en effet, des régions plus ou moins étendues respectées par le revêtement imperméable de lignine, demeurées, par conséquent, celluloso-pectiques ; c'est à travers ces parties restées perméables qu'ont lieu les échanges d'eau et de sels entre l'intérieur des vaisseaux et les cellules vivantes.

Les vaisseaux les plus primitifs, ceux que l'on rencontre au début de l'ontogenèse de toute Phanérogame ou Ptéridophyte (*vaisseaux du protoxylème*) sont des tubes extrêmement allongés et fermés, à leurs extrémités, par des cloisons très obliques ; ils sont, en outre, caractérisés par des épaississements lignifiés relativement limités, affectant, soit la disposition d'anneaux étroits, plus ou moins distants les uns des autres, soit celle d'une mince bande spiralée, soit, enfin, celle d'anneaux irrégulièrement réunis par une bande spiralée ; de tels vaisseaux, dits *annelés*, *spiralés* ou *spiralo-annelés*, sont encore désignés sous le nom de *trachées*. Les vaisseaux formés ensuite (vaisseaux du *métaxylème* et vaisseaux du bois secondaire proprement dit) sont d'autant plus lignifiés qu'ils apparaissent plus tardivement et la série des types vasculaires que l'on peut établir ainsi varie suivant qu'il s'agit des groupes des Ptéridophytes et des Gymnospermes, d'une part, des Angiospermes, d'autre part.

Chez les Ptéridophytes, les vaisseaux dits *scalariformes* succèdent à des vaisseaux annelés ou spiralés ; un vaisseau scalariforme peut être interprété comme un vaisseau, annelé ou spiralé, dont les anneaux ou les tours de spire, très serrés, seraient mutuellement réunis par des bandes lignifiées longitudinales, parallèles au grand axe de la cellule ; ces bandes longitudinales peuvent être comparées à des montants d'échelle dont les parties libres des anneaux ou des tours de spire constitueraient les barreaux ; entre ces « barreaux » sont réservés des intervalles étroits non lignifiés. Chez de nombreuses Filicales et Cycadales, certains vaisseaux du métaxylème présentent un type plus évolué : les bords des épaississements scalariformes s'accroissent en une fine membrane qui surplombe l'intervalle demeuré cellulosique ; celui-ci ne communique plus avec l'extérieur que par la fente étroite subsistant sur toute la longueur de la membrane recouvrante. Enfin, chez les Gymnospermes les moins évolués (Cycadales et diverses Gymnospermes fossiles), on observe des vaisseaux dans lesquels ces dispositifs allongés sont segmentés par des cloisons lignifiées : à chacun d'entre eux correspond une série transversale d'*aréoles*, c'est-à-dire d'emplacements circulaires restés celluloso-pectiques, surplombés par une fine membrane lignifiée au centre de laquelle est réservé un orifice également circulaire (fig. 454). Chez les Gymnospermes plus évolués, enfin, notamment chez les Conifères, chaque élément vasculaire, qui joue, en même temps, en raison de l'épaississement considérable de ses parois lignifiées, un rôle de soutien, porte, sur ses faces radiales, une seule série longitudinale d'aréoles. Chacun de ceux-ci présente une structure compliquée : une fine membrane lignifiée qui, à l'extérieur et à l'intérieur du vaisseau, forme un rebord en surplomb au-dessus de la région perméable, celle-ci comprenant elle-même un anneau cellulosique et, d'après Bailey, percé de fins orifices, entourant un *tore* lignifié ; la communication est libre à travers l'anneau perméable, tant que le tore n'est pas appliqué contre l'ouverture circulaire ménagée au centre du rebord lignifié ; elle est interrompue dès qu'est réalisé cet accolement.

Chez les Angiospermes, les vaisseaux qui succèdent aux vaisseaux spira-

lés ou spiralo-annelés sont caractérisés par un réseau de bandes lignifiées : les anneaux ou tours de spire, sont, en effet, réunis par de nombreuses anastomoses et de tels vaisseaux sont dits *réticulés*. Dans les vaisseaux les derniers formés, la lignification s'est largement étendue et les parties demeurées perméables sont réduites à des *ponctuations* circulaires, plus ou moins nombreuses ; de plus, les parois transversales qui séparent les éléments de ces vaisseaux sont presque entièrement résorbées ; à de tels vaisseaux, qui forment ainsi, sur de plus ou moins grandes longueurs, des tubes continus, on donne le nom de *vaisseaux parfaits* ; plus souvent encore, on les désigne, en raison des caractères de leur lignification, sous le nom de *vaisseaux ponctués*.

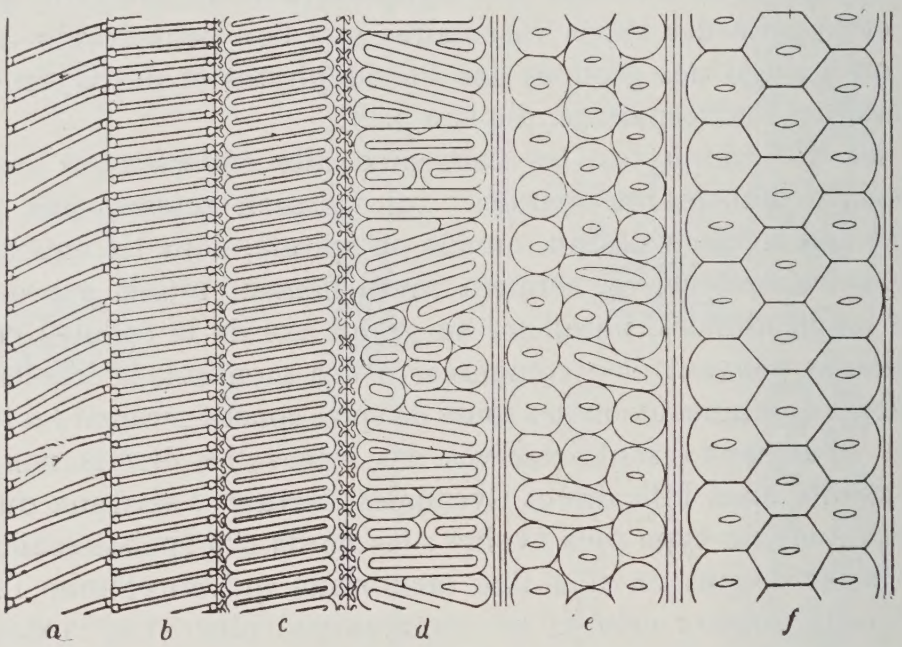


Fig. 454. — Schéma indiquant, en abrégé, la série des types vasculaires rencontrés dans une coupe longitudinale radiale de la partie interne du bois d'une tige de *Dadoxylon* (*Cordaites*) *Brandlingii* (Gymnosperme fossile). — *a*, trachée à épaississements écartés ; *b*, trachée à épaississements serrés ; *c*, vaisseau scalariforme ; *d*, vaisseau présentant les divers stades de segmentation des dispositifs scalariformes ; *e*, vaisseau presque exclusivement aréolé (trois aréoles allongés rappellent encore les dispositifs scalariformes) ; *f*, vaisseau exclusivement aréolé (d'après I. W. Bailey, 1925).

Tous les éléments se transformant en vaisseaux sont des cellules allongées et faiblement différenciées ; dans les organes à accroissement secondaire, ces cellules allongées constituent l'assise spécialisée connue sous le nom de cambium ; or, l'on sait (cf. p. 671) que les cellules cambiales, auxquelles Bailey a consacré de remarquables études, présentent certains caractères cytologiques très intéressants. Le cytoplasme des cellules qui se métamorphosent en vaisseaux sécrète d'abord de la lignine, qui imprègne et épaissit, à des endroits bien définis, la membrane cellulosique ; puis le protoplasma se désorganise et disparaît (nécrobiose).

On sait (cf. p. 995) que le tissu vasculaire n'apparaît, dans la série des Végétaux, qu'à partir des Ptéridophytes, c'est-à-dire des premiers Végétaux pourvus de racines ou, ce qui revient au même, des premières plantes terrestres de grande taille.

LES CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE AU COURS DE L'ONTOGENÈSE

L'existence des tissus que l'on vient de décrire illustre le principe de la division du travail physiologique chez les êtres organisés, principe exprimé, pour la première fois, il y a fort longtemps, par H. Milne-Edwards. Les cellules d'un embryon sont indifférentes, totipotentes : elles exercent, avec une égale intensité, toutes les fonctions physiologiques caractéristiques du protoplasma vivant ; à mesure que l'embryon devient organisme adulte, certains groupes cellulaires sont spécialisés dans l'accomplissement de certaines fonctions ; leurs cellules subissent ainsi une *déformation fonctionnelle* plus ou moins accentuée ; elles sont *différenciées*. Or, ces divers groupes de cellules différenciées, en d'autres termes ces divers tissus, ne fonctionnent pas isolément ; leur action est très strictement coordonnée ; l'organisme dispose, en effet, de nombreux moyens de corrélation, surtout évidents chez les Animaux (système nerveux, hormones). En quoi consiste, d'une manière générale, le processus de différenciation ? Telle est la question que l'on discutera très brièvement ici.

Les cellules jeunes, embryonnaires, sont caractérisées, chez les Animaux comme chez les Végétaux, par l'absence de métaplasme ; le paraplasme, que renferment en abondance les oosphères de certains Végétaux, ou les œufs de nombreux Animaux, constitue un matériel de réserve, éminemment transitoire, destiné à fournir l'énergie nécessaire aux premiers cloisonnements. Après la segmentation, par laquelle débute toute embryogenèse, la cellule-œuf se trouve cloisonnée en un massif de petites cellules embryonnaires ; or, celles-ci présentent un certain nombre de caractères cytologiques bien définis : elles possèdent un noyau volumineux dans un cytoplasme dense ne renfermant que très peu d'inclusions ; le chondriome de telles cellules, fait d'un ensemble homogène de grains et de bâtonnets, ne manifeste pas d'activité sécrétoire ; leurs vacuoles sont très petites et leurs parois très minces ; dans de telles cellules, le volume du protoplasma est donc toujours très supérieur à celui du paraplasma. Ces cellules jeunes sont indifférenciées ; elles contribuent à la croissance de l'organisme en se divisant activement pour engendrer des cellules qui se spécialiseront dans telle ou telle direction.

D'une manière très générale, chez les Animaux comme chez les Végétaux, la différenciation consiste en un accroissement, au sein des cellules, du métaplasme et du paraplasme. Le rapport nucléo-plasmatique, voisin de l'unité dans les cellules embryonnaires, diminue donc plus ou moins rapidement au cours de la différenciation (Mlle Le Breton et Schaeffer). Une cellule adipeuse d'un Vertébré, une cellule parenchymateuse amylifère, ou saccharifère, d'un tubercule de Pomme de terre ou de Betterave, sont des éléments surchargés de paraplasma donc, dans une certaine mesure, différenciés ; une cellule musculaire d'un Animal, une cellule de collenchyme

ou de sclérenchyme d'un Végétal supérieur, comportent un métaplasme très développé, sont donc hautement différenciées.

La différenciation est un processus, en principe, réversible. Une cellule différenciée, mais restée vivante, est, semble-t-il, toujours susceptible de revenir à l'état embryonnaire, c'est-à-dire toujours susceptible de dédifférenciation. Mais cette dédifférenciation, possible et, parfois même fréquente, apparaît comme un processus le plus souvent anormal et d'autant moins facile que la différenciation avait été plus accusée. Il suffit, pour s'en convaincre, d'examiner brièvement l'allure générale des processus de différenciation, chez les Animaux, d'une part, chez les Végétaux, d'autre part.

Chez les Animaux, les tissus restent, normalement, différenciés jusqu'à la mort des cellules dont ils sont constitués. Toutefois, dans certaines conditions spéciales, soit normales (métamorphoses des Insectes ou des Batraciens ; dégénérescence hivernale des Spongiaires ou des Tuniciers, etc...), soit pathologiques (suite de traumatismes, inflammations, etc...), certains groupes de cellules spécialisées peuvent *régresser*, c'est-à-dire revenir à un état plus ou moins indifférencié : phénomène d'ailleurs réversible, car les mêmes cellules seront susceptibles de se différencier de nouveau ensuite. Un exemple typique de ces faits est constitué par la régression du tissu musculaire strié dans certains états pathologiques, au cours de la fièvre typhoïde notamment : les fibrilles qui constituent la substance striée sont, peu à peu, résorbées, tandis que le sarcoplasme se résoud en cellules indifférenciées présentant un pouvoir de multiplication considérable ; ces cellules, dites *cellules musculaires*, sont destinées à proliférer ; puis les nouvelles cellules résultant de ce processus élaborent, à leur intérieur, des fibrilles striées et assurent ainsi la régénération du muscle. L'anatomie pathologique des Animaux offre plusieurs exemples analogues ; mais, dans aucun cas, sauf chez les Animaux à métamorphoses, c'est-à-dire dont l'organisme subit régulièrement, à certains stades de son existence, un remaniement plus ou moins profond, de telles différenciations n'interviennent normalement ; la destinée normale d'une cellule différenciée est la mort. Quant aux gamètes formés par l'individu adulte, ils paraissent être le terme ultime d'une lignée d'éléments maintenus, depuis les tout premiers stades de l'embryogenèse, à l'état indifférencié ; la première cellule de cette *lignée germinale*, ainsi soustraite à toute spécialisation physiologique, se distingue même parfois, comme l'ont montré les recherches classiques de Boveri sur la segmentation de l'œuf d'*Ascaris* (1887), et de nombreux autres travaux, anciens ou modernes, dès les premiers cloisonnements de l'œuf fécondé, des autres blastomères desquels dériveront tous les tissus somatiques. Ainsi, de l'œuf aux gamètes, dont la fusion forme un nouvel œuf, la lignée germinale, ou *germen*, paraît se poursuivre sans discontinuité, de générations en générations ; le *soma*, c'est-à-dire l'ensemble coordonné des tissus physiologiquement spécialisés, est, au contraire, essentiellement discontinu ; il se forme *de novo* au cours de chaque embryogenèse et sa seule destinée est de mourir tout entier. Cette notion du germen et du soma, celui-ci,

périssable, enté sur celui-là, immortel, a été dégagée, pour la première fois, par Weismann (cf. p. 18).

Chez les Végétaux les processus de différenciation présentent très sensiblement les mêmes caractères que chez les Animaux. Les cellules végétales les moins différenciées : des cellules parenchymateuses assimilatrices ou à réserves, par exemple, paraissent susceptibles de revenir facilement à l'état embryonnaire. De telles dédifférenciations sont même régulières chez un grand nombre de Végétaux moyennement évolués, tels que les Rhodophycées, les Bryophytes et même les Fougères dont les gamètes ou les tétraspores se forment à la suite d'un retour à l'état embryonnaire de cellules assimilatrices à gros chloroplastes. Par contre, chez les Végétaux supérieurs, des dédifférenciations n'interviennent, en règle générale, que dans des circonstances exceptionnelles : dans les phénomènes de bouturage, par exemple. Dans une bouture, la surface de section destinée à bourgeonner les racines dont dépend la « reprise » de la nouvelle plante, paraît dépourvue de cellules embryonnaires ; cependant, chacune des racines néoformées croît, suivant la règle, à partir d'un méristème initial ; il faut donc, semble-t-il, que certaines cellules peu différenciées aient fait retour à l'état embryonnaire pour constituer les nouveaux méristèmes. Chez un petit nombre de plantes, n'importe quel organe ou fragment d'organe, isolé et planté dans le sol, forme des racines (*Begonia phyllomaniaca*, *Bryophyllum calycinum*, etc...) ; mais, chez beaucoup d'autres, le bouturage est une opération plus ou moins aléatoire et dont le succès nécessite certaines conditions exceptionnelles : par exemple un traumatisme violent (écrasement, torsion) au niveau de la surface de section où devront se former les racines ; enfin, de multiples plantes ne se prêtent, en aucun cas, au bouturage. Chez les Végétaux supérieurs comme chez les Animaux, le retour à l'état embryonnaire de cellules *peu différenciées* est donc un phénomène incontestable, fréquent même, mais exigeant, pour se produire, des conditions qui, dans la plupart des cas, ne sont pas normalement réalisées. Quant aux cellules les plus hautement différenciées, elles meurent de leur différenciation même : tels les éléments à parois lignifiées ou subérifiées des Végétaux supérieurs ; ces cellules mortes constituent des tissus dont le rôle est très important, mais dont le protoplasme est désormais absent ; elles sont du *paraplasma tissulaire*. Enfin, chez les Végétaux supérieurs, on peut, comme chez les Animaux, distinguer un soma, différencié et discontinu, et un germen, indifférencié et continu de générations en générations ; en effet, l'appareil végétatif de ces plantes croît, on le sait, par suite de la prolifération d'un méristème, massif apical de cellules embryonnaires directement issu du cloisonnement de l'œuf ; or, les gamètes mâle et femelle proviennent de la transformation de cellules à peine différenciées de l'étamine ou de l'ovule, organes formés par la prolifération d'un méristème apical.

Les faits qui viennent d'être relatés consistent en observations ; or, il serait extrêmement fécond de soumettre à l'expérience les problèmes de la différenciation cellulaire. Cette étude expérimentale est possible, pour les tissus animaux ; on sait, en effet, depuis 1910, grâce aux méthodes décou-

vertes et largement exploitées par Burrows, Carrel et leurs collaborateurs, puis utilisées, à leur suite, par de nombreux biologistes, réaliser des cultures pures de tissus : un fragment tissulaire, aseptiquement prélevé dans un embryon animal déjà différencié, est déposé dans un milieu convenable ; celui-ci comporte toujours, en principe, du sérum, ou une solution artificielle équivalente (sérums de Ringer, de Locke ou de Tyrode), additionné d'un peu du liquide extrait, par centrifugation, d'une purée d'embryon de la même espèce que celui dont on se propose de cultiver le tissu. Dans ces conditions, et en renouvelant fréquemment le milieu, on peut prolonger indéfiniment des cultures *in vitro* de tissus très divers. Cette méthode a permis d'innombrables observations ou expériences sur les cellules et les tissus animaux ; sans tenter d'en donner ici un aperçu, même abrégé, on soulignera les points suivants. Un tissu embryonnaire cultivé isolément et, par conséquent, *soustrait à toutes les coordinations organiques*, peut, s'il est très faiblement différencié, poursuivre sa différenciation : des myoblastes d'embryon de Poulet forment en culture, d'après Levi, des myofibrilles ; mais, si les cellules sont plus spécialisées au moment de leur mise en culture, il semble qu'elles cessent de se différencier, ou même qu'elles se dédifférencient : du tissu musculaire strié prolifère, en culture pure, d'après W. H. et M. R. Lewis, des éléments dépourvus de toute striation ; et Champy, dans toute une série de recherches dont les résultats n'ont, d'ailleurs pas été unanimement confirmés, décrit des phénomènes de dédifférenciation totale des cellules les plus diverses cultivées *in vitro*. Par contre, les résultats de la culture mixte de deux tissus en présence l'un de l'autre, sont tout à fait différents : des cellules épithéliales et des fibroblastes (tissu conjonctif), cultivés côte à côte, ne se dédifférencient pas, comme l'ont constaté de nombreux auteurs ; on observe, au contraire, une tendance à l'association des deux tissus et l'on peut même assister, dans certaines conditions, à la formation, dans un réseau de fibroblastes, de cordons ou de tubes épithéliaux esquissant une disposition glandulaire. Ces résultats indiquent nettement, d'une part la possibilité d'une dédifférenciation presque illimitée des cellules, lorsque celles-ci sont placées dans certaines conditions artificielles et sont, notamment, soustraites aux corrélations organiques, d'autre part l'importance de ces corrélations dans l'acquisition et le maintien des différenciations.

Il eût été intéressant d'appliquer la méthode des cultures pures de cellules à l'étude expérimentale des tissus des Végétaux ; de nombreuses tentatives, dont on trouvera l'exposé dans le récent ouvrage de Cracium, ont, d'ailleurs, été faites dans ce sens. Aucune n'a, jusqu'à présent, atteint son but ; on a réussi à maintenir, en milieu artificiel aseptique, pendant des temps plus ou moins prolongés, des fragments de tissus végétaux, notamment des lambeaux d'épiderme ; on a même constaté que certaines cellules pouvaient se cloisonner ; mais il s'agit là, beaucoup plus que de cultures, de phénomènes de *survie*, car, dans aucun de ces cas, le transplant n'a proliféré, avec accroissement de la masse protoplasmique totale, comme c'est le cas dans les vraies cultures de tissus animaux (Haberlandt, Bobilioff-

Preisser, Ulehla, Thielmann, Thielmann et Berzine, etc...). Un tel insuccès n'engage pas l'avenir et il serait imprudent d'affirmer que les cellules végétales ne peuvent être cultivées *in vitro* ; on remarquera que presque toutes les tentatives de culture de cellules végétales ont été faites à partir de tissus différenciés d'organismes ayant acquis déjà tous les caractères de l'état adulte ; dans de telles conditions, on n'obtiendrait aussi, à partir de tissus animaux, que des survies, non des cultures. On sait, en effet, que, seules peuvent être cultivées les cellules animales extraites d'embryons. Il n'est donc pas exclu que réussiraient des tentatives systématiques de cultures de cellules végétales suffisamment jeunes (1).

LES VÉGÉTAUX CÉNOCYTIQUES.

L'étude des êtres constitués d'énergides confondus en une masse protoplasmique indivise et multinucléée présente un grand intérêt du point de vue général. Cet état *polyénergide* du protoplasma ne paraît pas, en effet, être primitif ; il semble, au contraire, qu'il ait été acquis secondairement et certains travaux, poursuivis sur des Protistes, ont abouti à préciser quelques-unes des causes qui peuvent entraîner une telle déviation. On envisagera ici l'état polyénergide successivement chez les Protistes, puis chez les Algues et les Champignons.

L'état polyénergide chez les Protistes.

C'est aux importants travaux de Chatton (1920, 1923, 1925, 1931, etc...) que l'on doit surtout les connaissances actuelles dans ce domaine ; on consultera également avec profit un intéressant travail de Pascher (1929) sur ce même sujet.

Chatton a montré que la vie parasitaire peut inhiber les cloisonnements protoplasmiques de certains Protistes : ceux-ci cessent momentanément d'exister à l'état unicellulaire et deviennent cénocytiques ; c'est la *dystomie parasitaire* (δυς = préfixe indiquant l'absence ; τομειν = couper). Ce phénomène, souvent réalisé dans la nature, est particulièrement net dans le groupe des Péridiniens parasites : tous comportent, dans leur cycle vital, un stade polyénergide et celui-ci est surtout marqué chez les espèces les plus adaptées au parasitisme, c'est-à-dire celles qui vivent dans le coelome des petits Crustacés pélagiques ; tels sont les *Syndinium*, qui forment, dans la cavité générale de leur hôte, une masse protoplasmique indivise et multinucléée ; au moment de la reproduction, ce « plasmode » des *Syndinium* revient à l'état cellulaire : il se résoud en une multitude de spores uninucléées (*dinospores*) dont chacune présente le type caractéristique des cellules des Péridiniens. Chatton, s'efforçant d'isoler, parmi les conditions

1. Kotte, Robbins, Chambers, Thielmann, ont tenté de réaliser des cultures de tissus végétaux à partir de cellules méristématiques ; ils ont ainsi obtenu un allongement notable (prolongé, dans un cas, d'après Thielmann, pendant 120 jours) de méristèmes radiculaires séparés de l'organe. Mais il y a très loin encore de ce résultat à la culture indéfinie d'un tissu par transplantations successives, telle qu'elle est pratiquée chez les animaux.

complexes de la vie parasitaire, les facteurs physico-chimiques desquels dépend la dystomie, a soumis des Infusoires (*Glaucoma scintillans*) à un traitement hypertonique suivi d'une réimbibition ; il a réussi à obtenir ainsi des individus biénergides avec deux micronuclei et deux bouches ; puis Ephrussi et Lwoff sont parvenus au même résultat en cultivant des *Glaucoma piriformis* en milieu hypertonique ; la réimbibition ne paraît donc pas nécessaire à la réalisation expérimentale de la dystomie. Un des facteurs susceptibles de produire ce phénomène était ainsi mis en évidence ; mais il paraît probable que d'autres facteurs peuvent conduire au même résultat :

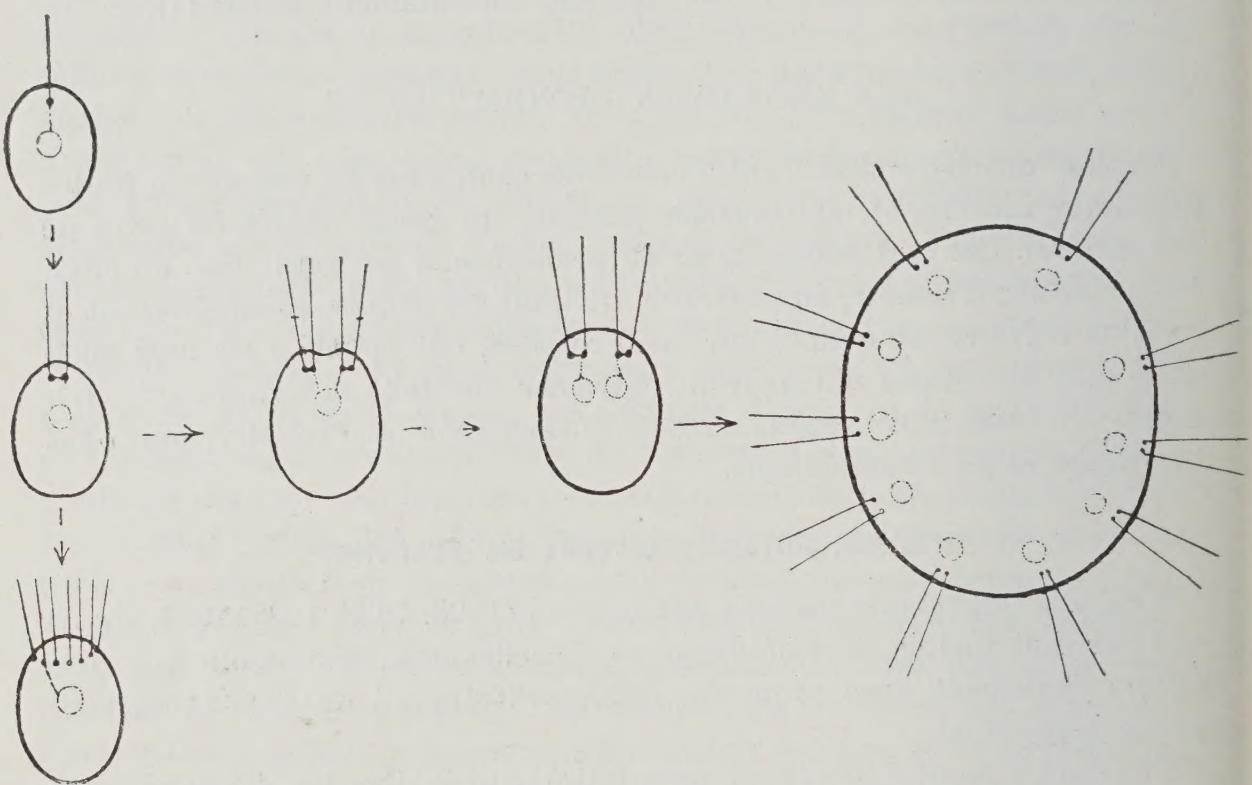


Fig. 455. — Schéma résumant les processus de multiplication des constituants de l'énergide chez les Protistes.

Série verticale : la cinétide, seule, est multipliée ; la cellule supérieure correspond à un Protiste avec un seul mastigosome et un seul flagelle ; la cellule moyenne à un Protiste du type *Chlamydomonas* ; la cellule inférieure traduit la constitution d'une zoospore de *Derbesia* ou d'*Oedogonium* et même (en supposant qu'à chaque mastigosome flagellifère du schéma, correspond, dans la réalité, une file longitudinale, de mastigosomes flagellifères) la constitution des Hypermastigines.

Série horizontale : la cinétide et le noyau sont multipliés ; à partir de la cellule d'extrême gauche, correspondant à un organisme du type *Chlamydomonas*, les schémas successifs expriment la structure de *Didymochrysis paradoxa*, des Distomatines (avec deux noyaux et deux cinétides), enfin de la synzoospore des *Vaucheria* (et, avec quelques modifications de détail, la structure des Calonymphines) [d'après Pascher, 1929].

Chatton a provoqué l'arrêt des divisions cytoplasmiques, chez des Infusoires du genre *Colpidium*, en cultivant ceux-ci en présence de Colibacille ; les Infusoires croissaient et divisaient leur noyau d'une manière normale ; mais aucune segmentation n'intervenait et ce processus conduisait à la formation de chaînes d'individus soudés.

Or, l'étude cytologique de nombreux Protistes a révélé que des phénomènes de même ordre sont normalement présentés, dans la nature, surtout

par des formes parasites, mais aussi par quelques genres saprophytes ou autotrophes. Afin de prendre de ces phénomènes une vue générale, il importe de souligner qu'ils ne sont pas toujours caractérisés par une multiplication des noyaux ; la multiplication des noyaux, en l'absence de cloisonnements protoplasmiques, correspond à une évolution naturelle relativement marquée ; chez des formes moins déviées vers la condition polyénergide, on observe exclusivement la multiplication de la cinétide : cinétides et noyaux *se multiplient*, comme l'a fortement souligné CHATTON, *indépendamment* les uns des autres, la multiplication de la cinétide précédant, en règle générale, celle du noyau. L'énergide typique des Protistes paraissant donc comporter, dans un territoire protoplasmique limité, un noyau et une cinétide, on indiquera brièvement les séries cytologiques si remarquables que l'on peut établir en groupant des Protistes chez lesquels ces éléments sont de plus en plus multipliés dans des territoires cytoplasmiques toujours indivis. La figure 455 résume schématiquement de telles séries.

Formes dont la cinétide est le seul élément multiplié (fig. 455 série verticale). — Ces formes, que l'on peut dériver d'un type primitif comportant une cinétide très simple avec un seul mastigosome pourvu d'une connexion centrosomienne et d'un flagelle, présentent deux degrés dans la multiplication de cet appareil. Un premier degré correspond aux cellules du type *Chlamydomonas* avec un couple de mastigosomes et de flagelles relié au centrosome par une seule desmose. Un deuxième degré correspond aux zoospores des Siphonales du genre *Derbesia*, aux zoospores et aux gamètes des *Oedogonium* et aux Flagellés du groupe des Hypermastigines (*Trichonympha Spirotrichonympha*, *Gymnonympha*, etc...), tous parasites du tube digestif des Termites. Les cellules de ce type possèdent un seul noyau et une cinétide complexe. Chez *Derbesia* et *Oedogonium*, celle-ci comprend une couronne de mastigosomes dont chacun porte un flagelle ; c'est la disposition même indiquée dans le schéma de la figure 455. La cinétide des Hypermastigines paraît, d'après les nombreuses recherches dont elle a été l'objet, et no-

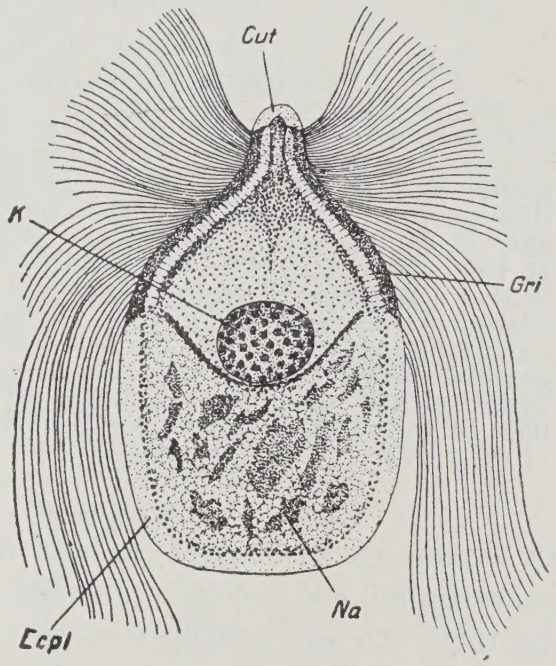


FIG. 456. — *Trichonympha* sp. Figure schématique indiquant exclusivement l'aspect général de l'organisme et son caractère uninucléé (la cinétide n'est pas représentée). *Ect.* : ectoplasme ; *K* : noyau ; *Na*, : inclusions digestives ; *Gri* : racines flagellaires ; *Cut.*: *rostre*, ou extrémité antérieure de la cellule (d'après GRASSI, *in* PASCHER, 1929).

tamment celles de Hartmann, A. Foa, Kofoid et Swezy, Duboscq et Grassé, présenter le même plan général, mais avec une beaucoup plus grande complexité : elle comporte, en effet, non plus une simple couronne flagellaire, mais des séries longitudinales ou hélicoïdales de flagelles rayonnant autour du pôle cellulaire antérieur (fig. 456) ; le mode d'insertion de ces flagelles est encore mal connu ; certaines images, toutefois, tendent à faire penser que chaque ligne flagellaire correspondrait à un mastigosome filiforme ou en chapelet, comme celui des spermatozoïdes des Filicinées ; à ce complexe flagellaire, enfin, est annexé un système d'appareils parabasaux dont les dispositions, très remarquables, mais variables suivant les genres, sont bien connues surtout grâce aux recherches de Duboscq et Grassé.

a

Fig. 457. — *Didymochrysis paradoxa* ; noter les deux plastes (en pointillé) pourvus chacun d'un stigma et les quatre flagelles ; à la partie postérieure de la cellule est une grosse inclusion de *leucosine* (cf. p. 659 [d'après Pascher, 1929[.

Formes dont la cinétide et le noyau sont à la fois multiplés (fig. 454, série horizontale). — Ces formes, que l'on peut dériver d'éléments répondant, dans l'ensemble, au type *Chlamydomonas*, présentent aussi des degrés successifs dans la multiplication des divers constituants de l'énergide.

Un premier degré est réalisé par *Didymochrysis paradoxa*, Chrysomonadine découverte par Pascher et comportant deux chloroplastes pourvus chacun d'un stigma, deux paires de vacuoles pulsatiles et deux paires de flagelles inégaux (fig. 457) ; il s'agit là, très nettement, d'une cellule double et, cependant, celle-ci ne contient encore qu'un seul noyau : nouvelle manifestation très nette de la règle, formulée par Chatton, de la multiplication indépendante des constituants de l'énergide.

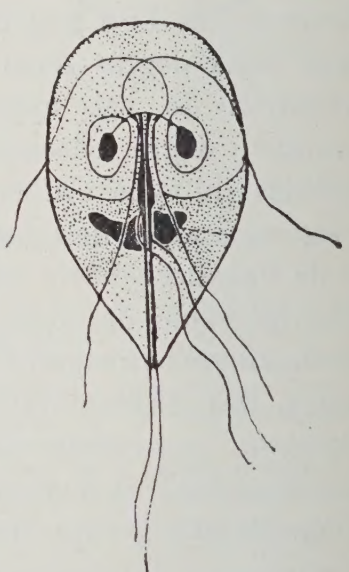


Fig. 458. — *Lamblia* (*Giardia*) *intestinalis*, montrant la disposition des noyaux et des flagelles ; le corps figuré en noir, vers la partie postérieure de l'organisme, serait l'appareil parabasal (d'après Bensen, *in* Pascher, 1929).

Un deuxième degré est réalisé par tout un groupe de Flagellés sans chlorophylle, parasites ou saprophytes et normalement biénergides, le groupe des *Distomatines*, de Klebs. Il s'agit là d'êtres entièrement doubles, de *Diplozoaires* suivant l'expression de Hartmann et Chagas. Parmi les types les mieux connus de ce groupe, sont les *Lamblia* (= *Giardia*) ; chez les *Lamblia* (*L. muris*, *L. intestinalis*), parasites de l'intestin des Rongeurs, chaque cellule, à symétrie dorsiventrale, comprend deux noyaux symétriquement

disposés par rapport au plan sagittal ; à chaque noyau, correspond une cinétide comprenant une centromastigodesmose, quatre flagelles (soit huit flagelles pour tout l'individu) et, semble-t-il, un corps parabasal (fig. 459).

Enfin, un troisième degré est réalisé par des formes extrêmement diver-

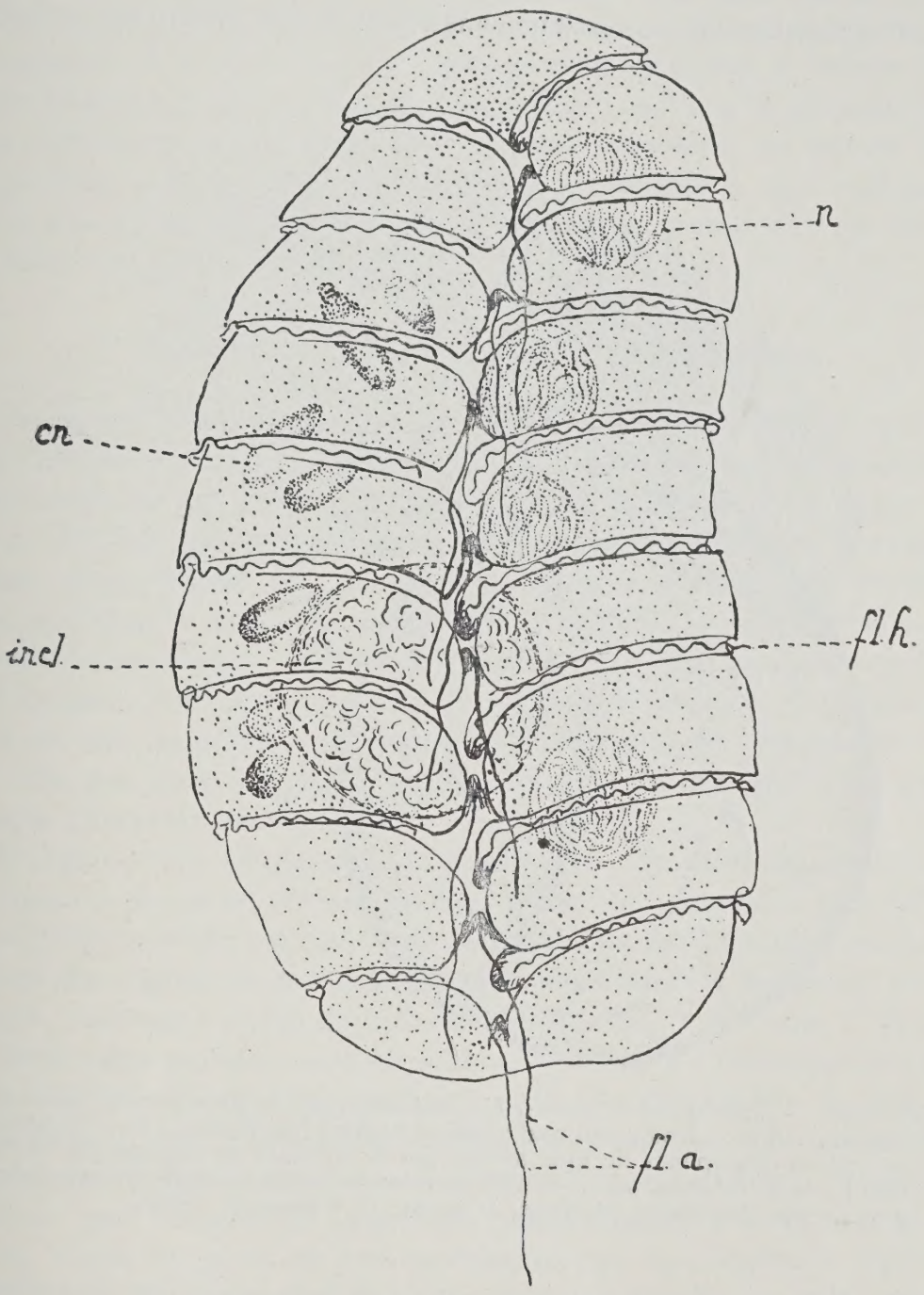


FIG. 459. — *Poklyrikos Schwartzi*. — *fl. h.* : flagelle horizontal (membrane ondulante) ; *fl. a.* : flagelle axial ; *n* : noyau (noter la présence de quatre noyaux) ; *cn* : cnidocystes ; *incl.* : « inclusion » volumineuse, de nature énigmatique (d'après CHATTON, 1914).

ses, dont on donnera deux exemples très différents : le *Polykrikos Schwartzi*, d'une part, les *Calonymphines* d'autre part.

Polykrikos Schwartzi (fig. 459) est un organisme planktonique marin, sans chlorophylle, découvert par BÜTSCHLI et connu surtout grâce aux tra-

vaux de Chatton. Cet être, de forme générale subcylindrique, présente extérieurement huit sillons transversaux que recoupe, sur une des faces de l'organisme, un sillon longitudinal. Dans chaque sillon transversal est logée une membrane ondulante ; dans le sillon longitudinal sont insérés, entre les points de croisement des sillons transversaux, huit flagelles parallèles à l'axe de l'organisme. Or, ce système constitué par une membrane ondulante,

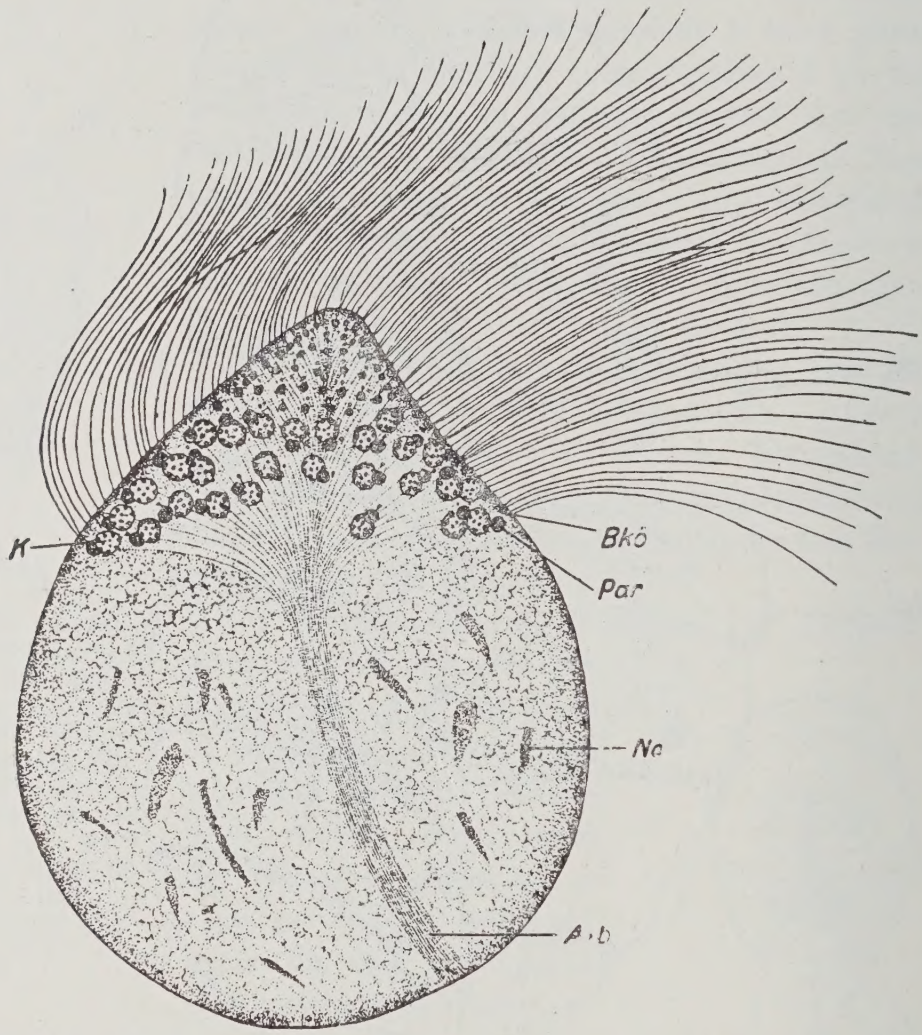


Fig. 460. — *Calonympha Grassii*. *K* : noyau (noter la présence de nombreux noyaux) ; *Par* : corps parabasal ; *BKō* : racines flagellaires ; *Na.* : inclusions nutritives (fragments de bois avalés par le Termite et digérés par le Protiste) ; *Axb* : faisceau axial de fibrilles dont chacune paraît correspondre à une racine flagellaire (d'après Janicki, *in* Pascher, 1929).

comprise dans un sillon transversal, et un flagelle axial, est caractéristique de la cellule des Péridiniens : *Polykrikos Schwartzi* est, en effet, un Péridinien polyénergide. La présence de huit systèmes flagellaires inciterait à faire penser que cet organisme est formé de huit énergides ; mais l'étude cytologique montre qu'il ne comprend, en réalité, que quatre noyaux à chacun desquels correspondent deux cinétides (la structure interne de ces cinétides dont chacune comporte un centrosome uni, par une desmose en Y, à deux mastigosomes, et deux parabasosomes annulaires, dont l'un porte un volumineux parabasal, est connue grâce aux travaux de Chatton

et Weill, et de Chatton et Grassé), donc deux paires de flagelles (1).

Les Calonymphines (*Calonympha*, *Stephanonympha*) sont des Flagellés parasites, comme les Hypermastigines, de l'intestin des Termites. Comme les Hypermastigines, d'autre part, ces organismes (fig. 460) présentent, groupés au voisinage de leur pôle antérieur, de très nombreux flagelles ; mais il semble, d'après les travaux de Janicki, que ceux-ci soient insérés, par groupes de quatre, sur des mastigosomes distincts, à chacun desquels serait attaché, en outre, un corps parabasal ; enfin, à la plupart des cinétides correspond, situé dans son voisinage immédiat, un noyau. Noyaux et cinétides sont localisés vers l'extrémité antérieure de l'organisme ; la partie postérieure de celui-ci, très volumineuse, paraît surtout adaptée à des fonctions digestives.

Les Algues et les Champignons cénocytiques.

L'étude des Protistes cénocytiques montre que l'état polyénergide paraît être d'origine secondaire et dérive de l'état cellulaire par une inhibition des cloisonnements cytoplasmiques, alors que se multiplient les autres constituants de l'énergide ; cette étude révèle, en même temps, l'existence de formes cénocytiques peu évoluées, que certains caractères rapprochent indiscutablement de formes cellulaires primitives. Les Algues et les Champignons cénocytiques constituent, au contraire, des groupes relativement très évolués, que rien ne permet de rattacher à des types cellulaires ; du point de vue de la Cytologie générale, leur étude est donc moins féconde que celle des Protistes cénocytiques ; on peut en dégager, cependant, des données générales intéressantes.

Les Algues et les Champignons cénocytiques comprennent des types morphologiques divers et présentant des degrés d'organisation très différents. *Eremosphaera viridis* est une toute petite sphère multinucléée tandis que la plupart des Algues ou des Champignons cénocytiques, beaucoup plus volumineux, existent à l'état de *siphons* ramifiés (cf. p. 19) ; les *Codium* sont des Siphonales marines dont les siphons tendent à s'ordonner en appareils végétatifs foliacés de forme définie ; enfin, les Siphonales du genre *Caulerpa*, dont les très nombreuses espèces sont réparties dans toutes les mers chaudes du globe, atteignent une diversité morphologique extrême avec, toujours une complexité organique relativement grande (cf. p. 20 et fig. 2). Ainsi, du point de vue morphologique, les Végétaux siphonés se prêtent à l'établissement d'une série de types de plus en plus complexes, série rappelant, en très abrégé, celle que l'on peut établir entre les Thallophytes cellulaires d'organisation progressivement croissante ; l'état cénocytique n'est donc pas incompatible avec une certaine spécialisation organique. On remarquera, de plus, qu'à cette spécialisation organique corres-

1. Il existe en outre, chez *Polykrikos* dispersés dans le cytoplasme, des *cnidocystes*, tout à fait comparables aux cnidocystes ou éléments urticants des Cœlentérés ; Chatton a décrit en détail la structure complexe et le mode de formation de ces organites.

pondent des différenciations internes. Le protoplasme des Saprolégniacées, Siphomycètes dont l'appareil végétatif est fait de siphons très lâchement ramifiés, ne présente pas, en tous ses points, la même composition: la région de croissance de chaque siphon possède un système de vacuoles filamenteuses (cf. p. 304 et fig. 161) comparables à celles des cellules méristématiques des Végétaux supérieurs, et bien différentes de la grande vacuole axile que l'on observe dans les siphons adultes. Les rhizoïdes des Caulerpes contiennent d'innombrables et volumineux grains d'amidon ; mais on n'y rencontre guère de chloroplastes ; ces derniers sont, au contraire, extrêmement nombreux dans les pseudo-tiges et les pseudo-feuilles. Mais la différenciation protoplasmique des Végétaux cénocytiques reste ainsi à l'état d'ébauche : les courants dont le cytoplasme de ces organismes est constamment agité paraissent, d'ailleurs, interdire toute spécialisation locale trop accusée.

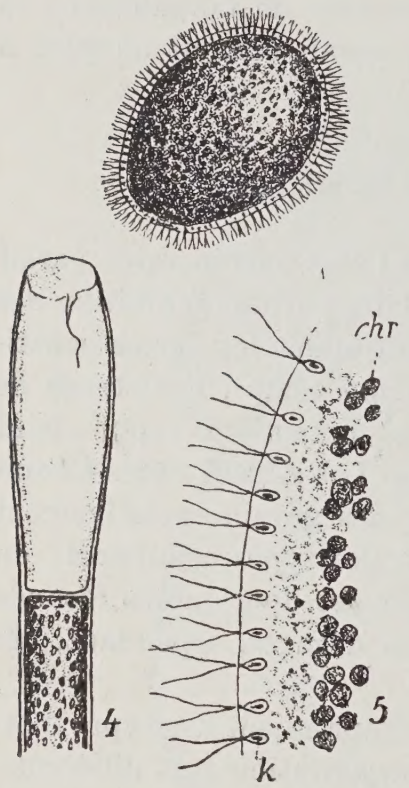


FIG. 461. — 4. Extrémité d'un siphon de *Vaucheria* au niveau de laquelle vient de se former une zoospore ; celle-ci s'échappe, entraînée par les innombrables flagelles qui l'entourent. — 5. Périphérie de la zoospore, observée à un très fort grossissement. *K* : noyau ; *chr.*: chloroplastes (d'après GOETZ et STRASBURGER, *in* OLTMANNS, 1922).

Enfin, les Végétaux cénocytiques sont intéressants par ce fait, déjà souligné plus haut, que la structure cellulaire primitive est conservée dans leurs organes reproducteurs (cf. p. 20) : les gamètes ou les zoospores des Siphonales ou des Siphomycètes sont des cellules ; seuls font exception à cette règle les éléments reproducteurs des Mucorinées (cf. p. 728) et la zoospore cénocytique ou *synzoospore* des *Vaucheria* : cette spore, comparée, par PASCHER, à une Calonymphine, est une masse ovoïde recouverte de flagelles disposés par paires ; à chaque paire de flagelles correspond un noyau (fig. 461) ; cette synzoospore représente le contenu d'un sporange dont les zoospores, contrairement à la règle, n'ont pas été individualisées.

Des Siphonales et des Siphomycètes, on rapprochera les Myxomycètes, êtres cénocytiques d'un type très spécial, parce que dépourvus, pendant toute leur vie végétative d'enveloppe résistante. Les plasmodes de Myxomycètes, trop souvent considérés comme des masses protoplasmiques amorphes, peuvent, en réalité, présenter, comme d'autres Végétaux cénocytiques, une organisation relativement complexe. Ne paraissent rigoureusement simples, c'est-à-dire sensiblement identiques en tous leurs points, que les très petits plasmodes, tels que ceux des Plasmodiophorales, par exemple. Mais les grands plasmodes, ceux de *Badhamia utricularis* ou de *Fuligo septica*, par exemple, offrent, comme l'ont montré JAHN, puis MANGENOT et LE HÉNAFF, une organisation manifeste : ils comportent un système de *veines* ou *veinules*

anastomosées et un système de *limbes* bourgeonnés par celles-ci ou, au contraire, résorbés par elles, suivant les conditions du milieu ; les limbes, nappes mobiles de protoplasma, constituent, du point de vue fonctionnel, des organes assimilateurs ; les veines ou veinules, entourées, lorsqu'elles sont volumineuses, d'une membrane mucilagineuse sécrétée par le protoplasma, constituent des canaux par lesquels la matière vivante est rapidement transportée d'un point à l'autre du plasmode. Enfin, comme les autres Végétaux cénocytiques, les éléments reproducteurs des Myxomycètes sont des cellules (spores et myxamibes).

CHAPITRE XVII

ALTÉRATIONS PATHOLOGIQUES ET NÉCROTIQUES DES CELLULES

Ce chapitre comprendra deux parties : dans la première, on étudiera les réactions que présentent les constituants cellulaires sous l'influence des parasites ; dans la seconde, on décrira les altérations morphologiques que provoquent, dans les cellules, divers agents physiques ou chimiques ; enfin, dans une troisième partie, on étudiera les troubles qui accompagnent la mort naturelle des cellules.

ALTÉRATIONS MORPHOLOGIQUES PROVOQUÉES DANS LES CELLULES PAR LES PARASITES

Les cellules atteintes par des parasites réagissent contre ceux-ci ; d'une manière très générale, elles prolifèrent jusqu'à former des tumeurs plus ou moins volumineuses ; en outre, elles sécrètent, comme il est possible de s'en rendre compte, par l'expérience et par l'observation, des anticorps qui tendent à inhiber la croissance du parasite. En d'autres termes, les cellules luttent contre l'envahisseur et, de ce combat, résulte soit la destruction du parasite, soit, au contraire, celle des cellules de l'hôte, soit, enfin, un équilibre, les moyens de la défense suffisant exclusivement à contenir l'attaque dans certaines limites. Les cellules engagées dans cette lutte subissent fréquemment des déformations ou des changements de volume plus ou moins caractéristiques ; et, toujours, elles sont le siège d'altérations morphologiques intéressant le cytoplasma et ses constituants, d'une part, le noyau, d'autre part.

Modifications morphologiques portant sur l'ensemble de la cellule.

Ces changements d'ensemble consistent soit en *déformations*, soit en *hypertrophies*.

Déformations. — Ces déformations sont surtout évidentes lorsque les

éléments sur lesquels s'est exercée l'action parasitaire offrent, normalement, des caractères morphologiques bien définis. Les rameaux cylindriques siphonés des *Vaucheria*, par exemple, subissent, sous l'influence des parasites (Rotifères), des déformations caractéristiques ; on retrouverait, dans le domaine des Algues et des Champignons, de nombreux phénomènes similaires ; on se bornera ici à renvoyer, pour l'exposé de ces faits et la bibliographie les concernant, à l'ouvrage classique de Küster (1916). Chez les Végétaux supérieurs, les déformations sont surtout sensibles au niveau des poils ; ici encore, le lecteur sera prié de se reporter aux indications très complètes données par Küster.

Hypertrophies. — Il est fréquent que les cellules attaquées par un parasite présentent un accroissement de volume très caractéristique : elles deviennent *cellules géantes*. Parmi ces cellules géantes, il faut distinguer deux catégories fondamentalement différentes. Certaines cellules géantes, en effet, sont occupées en majeure partie par une énorme vacuole et restent uninucléées ; l'accroissement de volume a donc porté exclusivement sur des constituants paraplasmiques (paroi et vacuole) ; telles sont, par exemple, les cellules épidermiques de *Draba aizoides* devenues géantes sous l'action de *Synchytrium Drabae*, qui vit à leur intérieur. Des cellules géantes d'un autre type sont occupées, en effet, par un protoplasma très dense, généralement multinucléé ; l'accroissement de volume a porté ici essentiellement sur la matière vivante : telles sont, par exemple, les cellules géantes que l'on rencontre dans les galles à Anguillules (*Heterodera*) des racines de nombreuses plantes (*Beta*, *Cucumis*, *Daucus*, *Plantago*, *Coleus*, etc...).

Altérations des constituants cytoplasmiques.

On connaît peu les processus d'altération qui se produisent dans le protoplasma sous l'influence des parasites. Cependant, on a décrit des modifications portant sur le chondriome et sur les vacuoles. Beauverie a constaté, dans certains tissus parasites, une raréfaction des chloroplastes et des chondriosomes qui, selon ce savant, s'expliquerait par des modifications produites par le parasite dans l'état osmotique des cellules, ainsi que par la sécrétion, par ce dernier, de diastases et de substances toxiques. Mais ces modifications dans la structure cellulaire n'apparaissent qu'autant qu'il y a nécrose, et non quand il se produit, sous l'influence du parasite, une suractivité entraînant par exemple, la production de tumeurs, ou une amylogenèse active, etc... Dans le cas où l'altération se trahit par une diminution du nombre des chloroplastes, dans une cellule attaquée à l'état adulte, la disparition de ceux-ci et les phénomènes qui l'accompagnent doivent être très fugaces et échappent généralement à l'observation, car il s'agit d'états de déséquilibre qui ne sauraient se prolonger ; il faut à l'observateur une chance vraiment exceptionnelle pour qu'il puisse observer au microscope une préparation de tissu parasité, à l'instant exact où les plastes ou les chondriosomes se déforment et dégénèrent. Pour tourner la difficulté et essayer de reconnaître ce qui se produit au

moment où le parasite exerce son action désorganisatrice sur la cellule, Beauverie (1928) a tenté une étude expérimentale de l'action de diverses substances agissant sur un tissu vivant (notamment des solutions anisotoniques, de certaines substances, telles que la saponine, qui abaisse la tension superficielle, le cholestérol, l'éther, qui modifient la teneur en eau des plastes, etc...) Il a observé les effets produits notamment sur les plastes et les chondriosomes : signalons que les chloroplastes peuvent dégénérer en s'étalant et se fusionnant, ou bien, dans d'autres conditions, en se gonflant en vésicules relativement énormes que le pigment vert coiffe d'une calotte (ex. : Pomme de terre atteinte d'enroulement) ; ces phénomènes sont accompagnés ou non de lipophanérose.

Beauverie s'est attaché à montrer que, dans certains cas de parasitisme, les plastes trahissent une sorte de *fragilisation* qui se manifeste par leur sensibilité plus grande aux actions osmotiques anisotoniques et qui doit être un état précédant leur disparition dans la cellule parasitée. Cette diminution de résistance des plastes dans des états pathologiques rappelle ce qu'on observe pour les globules sanguins dans des conditions semblables (hémolyse). En traitant, par exemple, les tissus de Ficaire attaqués par l'*Uromyces Ficariae*, Beauverie a constaté, au bout d'une dizaine de minutes, la fonte des chloroplastes, qui ne se produisait pas encore dans les tissus sains de la même feuille. Des expériences analogues ont été répétées dans d'autres cas.

Beauverie et quelques autres ont constaté également une dégénérescence graisseuse des plastes, analogue à celle que l'on observe dans la dégénérescence des cellules de certaines plantes (*Iris*) et que nous étudierons plus loin ; ils ont aussi observé la vésiculation des chondriosomes.

Beauverie a signalé aussi le cas de *Coryneum Beyerinckii* attaquant les feuilles de Pêcher : au niveau des taches produites, et formant cercle autour de la portion arrondie, qui se détache à l'emporte pièce, existe un anneau très vert et tel qu'il se maintient vert à l'automne alors que le reste de la feuille a jauni, et longtemps encore si l'on conserve les feuilles en herbier ; il semble y avoir là l'effet d'une modification de la structure chimique de la chlorophylle. Quoi qu'il en soit, cette chlorophylle a acquis une grande résistance à l'action dissolvante de l'alcool absolu. Tsen Cheng a constaté également cette modification remarquable du pigment chlorophyllien dans le cas des feuilles de pomme de terre fortement atteintes de la maladie dite de l'enroulement, observation que Beauverie a pu confirmer.

Mais, dans tous les cas où le parasite a une action excitante sur les tissus de l'hôte, il semble, d'après diverses recherches concordantes, que celle-ci se manifeste non seulement par l'hypertrophie et l'hyperplasie, mais aussi par une exagération de l'activité des plastes.

Plusieurs auteurs : Lubimenko, Ducomet, Morquer, Beauverie, Miss Ruth Allen, Dufrénoy, ont cité des cas où le parasite, non seulement ne provoque pas la dégénérescence des chloroplastes, mais peut donner lieu à des manifestations de suractivité, notamment par une production d'amidon plus intense que dans la portion saine du même tissu. C'est ainsi que les recherches de Dufrénoy sur un certain nombre de ma-

ladies semblent démontrer que les parasites ont une action excitante sur les tissus de l'hôte, action qui se manifeste par une exagération de l'activité des plastes. Dans les tissus de gousses de Haricot infestées par le *Colletotrichum Lindemunthanium*, par exemple, il y a surabondance d'amidon qui résulte d'une augmentation assez considérable du nombre des leucoplastes. De même, dans les cellules parenchymateuses de Choux infestées par le *Bacterium campestre*, on trouve une surabondance de plastes. Ces recherches établissent, en outre, que le Champignon a une action sur les vacuoles qui, fréquemment, dans les cellules avoisinant les régions infestées peuvent modifier leur aspect : les grosses vacuoles se morcellent en de nombreuses et minuscules vacuoles filamenteuses et réticulaires, analogues à celles que l'on observe dans les cellules embryonnaires, ce qui, d'après ce que nous savons de la signification de ces formes, indique une activité sécrétrice intense. Ajoutons que l'attaque par les parasites détermine presque toujours une production intense de composés phénoliques et de pigments anthocyaniques, ainsi que des modifications dans le *p*H vacuolaire et dans le pouvoir osmotique des cellules.

Les recherches de Dufrénoy ont montré, enfin, que, chez les hôtes sensibles, un Champignon parasite peut envoyer des suçoirs dans une cellule vivante, sans la tuer rapidement, et en provoquant même, au début, une augmentation de l'activité cellulaire : cette hyperactivité se trahit morphologiquement, au voisinage immédiat du suçoir, par l'augmentation des surfaces de contact entre cytoplasme et contenu vacuolaire (résultat de la fragmentation de l'appareil vacuolaire), par une active division des chondriosomes qui prennent l'aspect de chapelets de grains. A cette phase d'hyperactivité, succède une phase de désintégration des constituants cytoplasmiques, avec mise en liberté de matières azotées solubles et de gouttelettes graisseuses ; ces phénomènes peuvent d'ailleurs être localisés au territoire cellulaire immédiatement voisin du suçoir du parasite, tandis que les régions cellulaires plus éloignées du parasite conservent une activité synthétique quasi normale.

Chez les plantes résistantes à l'infection, au contraire, l'attaque par les parasites détermine une production intense de tannoïdes ou de pigments authocyaniques ; et, d'après les travaux de Dufrénoy, de Walker, etc..., la cicatrisation rapide des lésions, caractérisant la résistance à la maladie, paraît liée à la formation de tannoïdes dans l'appareil vacuolaire des cellules situées à la marge du foyer d'infection. Les membranes des cellules en voie de nécrose sont le siège de modifications importantes (lignification, subérisation). Parfois, les tissus sont dissociés par fonte pectique des lamelles moyennes. Ces modifications des membranes sont très répandues dans toutes les cellules en voie de nécrose, mais encore très mal connues.

Altérations du noyau.

Elles sont très fréquentes et très caractéristiques.

On en trouvera un excellent exemple dans les cellules épidermiques des

feuilles et autres organes foliaires des *Geranium dissectum*, attaqués par l'Acarien *Cecidophyes Schlechtendali*. Dans un travail classique, Molliard a montré (1897) que, dans la galle provoquée par le parasite, ces cellules s'hypertrophient considérablement, sans changer de forme, tandis que le noyau donne lieu aux phénomènes suivants. Son volume s'accroît considérablement : dans les cellules normales, ce noyau, ovoïde, mesure environ 6 μ (grand axe) sur 2 μ (petit axe) ; dans les cellules géantes de la galle, il mesure 16 μ × 12 μ ; sa structure est également altérée : on y observe des inclusions de nature mal déterminée, et, notamment, des lacunes d'aspect vacuolaire assez caractéristiques. Ce noyau ne tarde pas à *se fragmenter* ; le mode de fragmentation le plus simple est une bipartition par une sorte d'amitose irrégulière ; mais, et surtout dans les cellules épidermiques qui s'allongent en poils, on peut observer un autre mode, plus efficace, de fragmentation : des sillons se dessinent à la surface du noyau, deviennent de plus en plus profonds, et le transforment, d'ellipsoïdal qu'il était, en un corps irrégulièrement multilobé ; mais les sillons peuvent s'approfondir encore jusqu'à se rejoindre et à isoler ainsi un ou plusieurs lobes du reste du noyau ; cet élément peut ainsi se trouver finalement fragmenté en un certain nombre de morceaux inégaux.

Hypertrophie, formation de lobes nombreux et irréguliers, fragmentation, tels sont, en effet, les caractères essentiels que Molliard et de nombreux auteurs ont retrouvé dans les noyaux des galles les plus diverses, provoquées par des Animaux, des Champignons ou des Bactéries. Les fig. 95 et 96 représentent des images très caractéristiques de ces phénomènes et en soulignent la généralité. Les exemples de cet ordre pourraient, en effet, être multipliés, et c'est à très juste titre que Molliard a, dès 1897, fait remarquer que le type des altérations nucléaires sous l'influence des parasites animaux ou végétaux, ne dépend ni de la nature des cellules attaquées, ni de celle des parasites eux-mêmes.

Pour résumer les faits qui viennent d'être décrits et dégager leur signification, il faut, avec Molliard, noter que les phénomènes cytologiques résultant de l'action des parasites ne sont nullement rigoureusement spécifiques de celle-ci ; dans toutes les cellules dans lesquelles affluent des matériaux nourriciers, c'est-à-dire dans l'assise nourricière des sacs polliniques, dans le syncytium nourricier des Algues rouges, dans les *suçoirs micropylaires*, dans de nombreuses cellules glandulaires d'Animaux (cf. p. 219) ou même de Végétaux (tête des poils glanduleux de *Geranium dissectum*, Molliard), enfin dans certains types de tubes libériens (tubes criblés du Maïs et de la Courge, Zacharias ; des écailles du bulbe d'Oignon, Molliard), on observe des noyaux hypertrophiés, incisés plus ou moins profondément et finissant souvent par se fragmenter. Ces faits, déjà interprétés précédemment, paraissent traduire un accroissement des échanges entre noyau et cytoplasma, en d'autres termes une activité accrue du protoplasma, activité accrue en rapport avec un métabolisme plus intense des cellules. Or, dans le cas des tissus parasités, l'accroissement du métabolisme n'est pas plus douteux que dans celui des

cellules du tapis, du syncytium placentaire ou des tubes criblés ; dans tous ces cas, il s'agit, en effet, d'éléments nourriciers ; d'ailleurs, les recherches sur le fonctionnement des tissus parasités et, notamment, celles de Maresquelle (1930) montrent que ceux-ci déterminent vers eux un important afflux de sève.

Les altérations provoquées par les parasites dans le cytoplasma des cellules de l'hôte paraissent également commandées, au moins pour plusieurs de leurs manifestations, par un accroissement de l'activité métabolique des cellules de l'hôte, ainsi qu'on l'a souligné à diverses reprises dans les pages précédentes. Il semble donc que tous les troubles observés dans les cellules attaquées soient essentiellement justiciables d'une même interprétation.

ALTÉRATIONS PROVOQUÉES PAR DES AGENTS PHYSIQUES OU CHIMIQUES

On envisagera successivement les altérations provoquées par les solutions hypertoniques et par des radiations de faible longueur d'onde : rayons ultra-violets et les rayons X.

Altérations provoquées par les liquides hypertoniques.

Les phénomènes cytologiques qui accompagnent la plasmolyse des cellules par des liquides hypertoniques ont été l'objet d'études très précises de Guilliermond sur les cellules épidermiques des feuilles d'*Iris germanica* et dans celles des pièces du périanthe de la fleur de Tulipe. Ces études ont été reprises ensuite par Küster dans les cellules épidermiques des écailles des bulbes d'Oignon. Les résultats de ces deux auteurs sont assez concordants.

La plasmolyse, provoquée par des solutions à divers degrés de concentration de sel marin ou de saccharose, est facile à observer dans les cellules épidermiques des pétales des variétés rouges et jaunes de Tulipes, parce que la vacuole est très distincte grâce au pigment anthocyanique rouge qu'elle renferme et que, d'autre part, les chondriocontes (chromoplastes) se détachent très nettement du cytoplasme en raison du pigment jaune qui les imprègne.

Quant aux cellules des feuilles d'*Iris germanica*, elles offrent un chondriome bien distinct sur le vivant et une vacuole qu'il est facile de colorer, en ajoutant à la solution hypertonique un peu de rouge neutre, ce qui les rend également très favorables à cette étude.

La plasmolyse se manifeste par une première phase consistant en une rétraction partielle du contenu cellulaire ou protoplaste, par contraction de la vacuole. Celui-ci se détache, de place en place, de la membrane cellulosique (fig. 462, *1*). Cette phase est caractérisée par une accélération très notable

des courants du cytoplasme, accompagnée de la production, dans ses trabécules, de renflements faisant hernie dans la vacuole, puis disparaissant pour se reformer plus loin, et ainsi de suite. La vacuole, continuant à se contracter, le protoplaste finit par se détacher complètement de la paroi cellulosique et la deuxième phase de la plasmolyse correspond à la contraction définitive du protoplaste au milieu de la cavité cellulaire; mais deux cas peuvent alors se produire. Lorsque la cellule est peu allongée, le protoplaste prend, au milieu de la cavité cellulaire, la forme d'une grosse boule. Au contraire, si la cellule est très allongée, ce qui est le cas le plus fréquent, le protoplaste, en se contractant, subit une série d'étranglements en plusieurs points de sa longueur et se transforme bientôt en une chaîne de boules de dimensions inégales, reliées l'une à l'autre par de minces tractus (fig. 462, *2* et *3*). Quoiqu'il en soit, que le protoplaste se soit contracté, au milieu de la cavité cellulaire, en une unique boule ou en plusieurs, le résultat est le même et chacune des boules ainsi formées offre un contour parfaitement régulier, donnant l'impression qu'elle se trouve limitée par une pellicule ectoplasmique très tendue. Ces boules restent cependant rattachées à la paroi cellulosique par de nombreux filaments, extrêmement minces et plus ou moins dichotomisés qui, pour la plupart, représentent des adhérences du cytoplasme avec la paroi cellulosique, adhérences dues à la forte viscosité de ce dernier. Un petit nombre de ces filaments, plus épais, sont, cependant, en relation avec les ponctuations de la membrane et correspondent à des plasmodesmes.

Pendant la contraction du protoplaste, la vacuole, en perdant son eau, condense son suc. Celui-ci, qu'il soit coloré naturellement par l'anthocyane ou qu'on l'ait coloré par le rouge neutre, prend une teinte de plus en plus accentuée ; en même temps, on constate la précipitation d'une partie des colloïdes vacuolaires, sous forme de corpuscules agités de mouvements browniens, de dimensions variées. Lorsque le protoplaste se divise, pendant la contraction, en plusieurs boules, les constrictions qui se produisent en divers points du protoplaste et déterminent la formation de ces boules, provoquent la division de l'unique vacuole en autant de vacuoles qu'il se forme de boules : de la sorte, chacune des boules réunies en chapelets par les parties étranglées du protoplaste renferme une vacuole.

En même temps, le cytoplasme est le siège de phénomènes importants, qui se traduisent par la production, sur le bord de la vacuole, de très nombreuses évaginations cytoplasmiques revêtant la forme de longs et minces filaments (fig. 463 et fig. 464) : ces filaments sont animés d'un mouvement ondulatoire très intense, qui semble témoigner d'une vive agitation du liquide vacuolaire. Les extrémités de ces filaments ne tardent pas à se renfler, puis les renflements se gonflent et se transforment en vésicules à contenu hyalin et à paroi mince et réfringente ; ces vésicules se gonflent de plus en plus, puis le cytoplasme situé immédiatement au-dessous de la vésicule se gonfle et se transforme à son tour en une seconde vésicule dans l'intérieur de la première et ainsi de suite, en sorte que chacun des

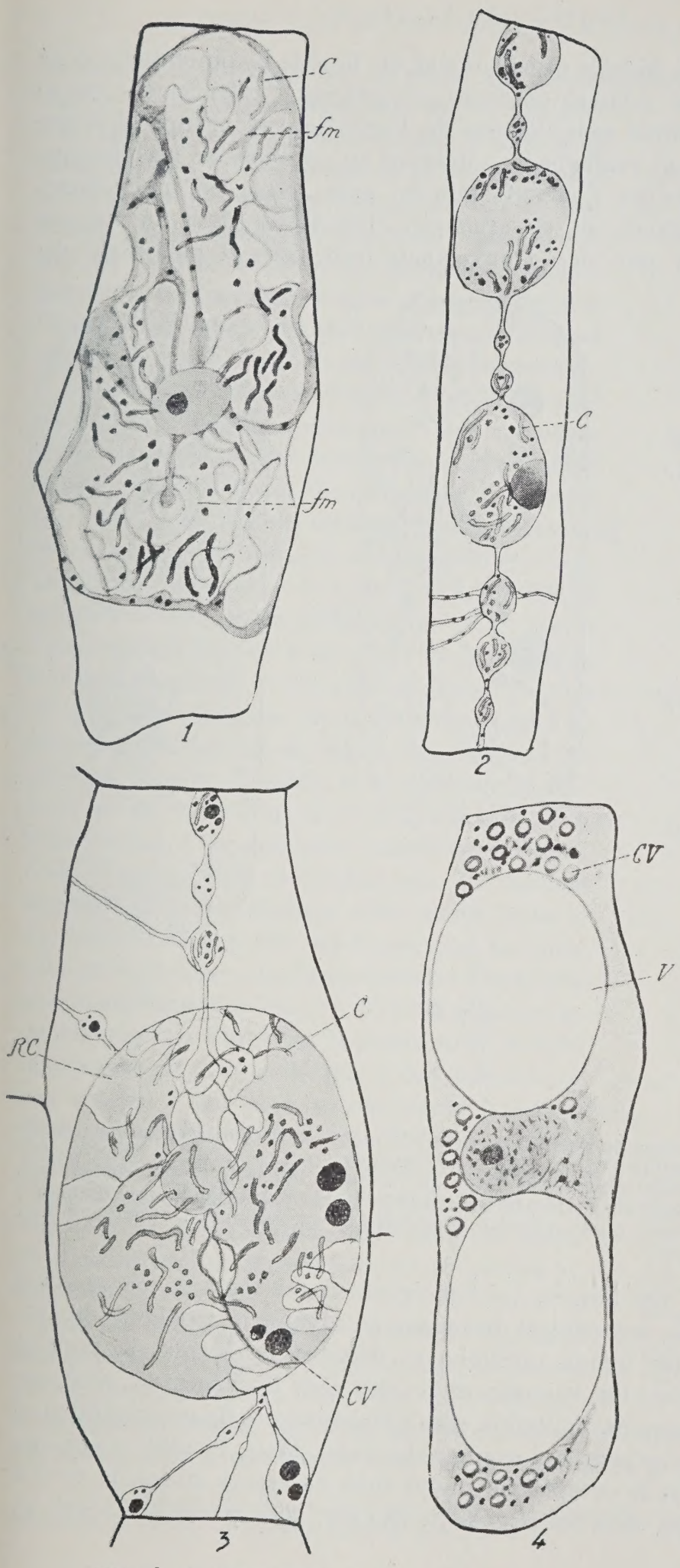


FIG. 462. — Plasmolyse dans les cellules épidermiques de la feuille d'*Iris germanica*. — 1. Début du phénomène ; *fm.* formes pseudo-myéliniques formées par le cytoplasme ; C, chondriosomes. — 2 et 3. Suite du phénomène : le protoplaste s'est contracté en une chaîne de boules de dimensions inégales. De minces trabécules unissent ces boules à la paroi cellulosique. Chacune de ces boules renferme une vacuole (colorée par le rouge neutre) résultant de la fragmentation de l'unique vacuole que possédait la cellule avant la plasmolyse. Dans la fig. 3, le cytoplasme (R C) a pris un aspect alvéolaire et il s'est produit, dans les vacuoles, la formation de précipités fortement colorés par le rouge neutre. — 4. La cellule est morte. Elle a été plasmolysée dans une solution de NaCl additionnée, non de rouge neutre, mais d'éosine. L'éosine a coloré le noyau et le cytoplasme. Le noyau s'est rompu et le cytoplasme s'est distendu ; les chondriosomes sont vésiculisés. Seules les vacuoles sont conservées avec leur paroi (phénomène de l'isolement des vacuoles) dans la cavité cellulaire occupée par le protoplasme coagulé.

renflements apparaît bientôt constitué par un liquide hyalin entouré d'un plus ou moins grand nombre de zones concentriques réfringentes qui se déforment constamment sous l'action de l'agitation vacuolaire. Il arrive fréquemment que ces renflements, attachés au cytoplasme périphérique de la vacuole par des filaments minces, sans cesse en mouvement, finissent par se détacher : ils apparaissent alors libres dans la vacuole où ils sont agités par des mouvements browniens et présentent des

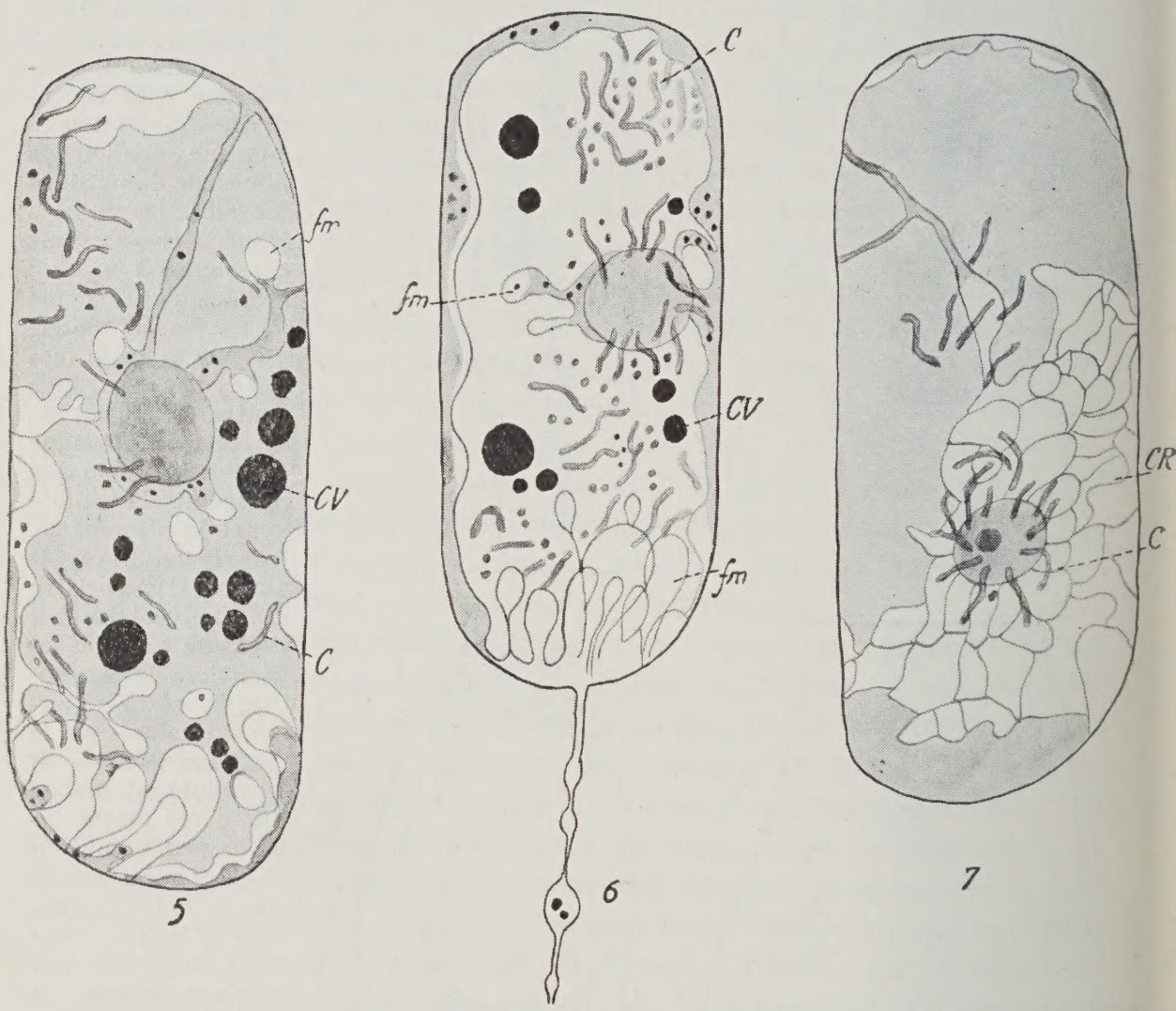


FIG. 463. — Figures pseudo-myéliniques (*fm*) formées par la contraction du protoplaste dans les cellules d'*Iris germanica* plasmolysées. Les vacuoles, colorées faiblement par le rouge neutre, ont formé, par suite de la concentration de leur suc, des précipités vacuolaires (C V) fortement colorés. En 7, les figures pseudo-myéliniques ont donné lieu à une structure alvéolaire du cytoplasme. C, chondriosomes.

formes amiboïdes. Ces formes, qui témoignent d'une sorte de désorganisation du cytoplasme, ressemblent beaucoup aux boules sarcodiques de DUJARDIN ainsi qu'aux figures myéliniques, décrites par MAGGI, KOLSCH et FAURÉ-FREMIET chez les Animaux et KLEMM chez les Végétaux, sous certaines influences nocives. Toutefois, elles s'éloignent des figures myéliniques par le fait qu'elles ne sont pas osmio-réductrices. Mais, bientôt, ces phénomènes s'arrêtent et le cytoplasme prend alors un aspect alvéolaire tout à fait caractéristique, déjà décrit par SCHWARTZ, puis par MATRUCHOT et

Molliard et constitué par de petits alvéoles irréguliers, à mailles minces, rigides et très réfringentes (fig. 462, *3*, fig. 463, 7 et fig. 464, *4*). Tout mouvement a cessé à ce moment dans le cytoplasme et la cellule semble avoir repris un équilibre momentané qui se manifeste par sa stabilité. Dans cette phase, la cellule est encore vivante; sa pellicule ectoplasmique est toujours très tendue et imperméable à l'éosine. La cellule reprend son aspect normal quand on la replace dans un liquide isotonique.

Au bout d'un certain temps, la mort (1) survient et la cellule entre dans une troisième phase, caractérisée par le fait que le cytoplasme devient perméable à l'éosine qui le colore, ainsi que le noyau. En même temps, le contour de la masse protoplasmique devient moins tendu, moins régulier et le cytoplasme semble se réhydrater. Sa viscosité diminue et il prend l'aspect d'un liquide homogène, au sein duquel les chondriosomes et les plastes, restés jusqu'à ce moment intacts, apparaissent agités de mouvements browniens et se transforment en grosses vésicules. Bientôt, le cytoplasme se distend et se dissémine dans la cavité cellulaire sous forme d'un précipité granulo-alvéolaire, c'est le moment de sa coagulation. La vacuole apparaît alors, en quelque sorte isolée dans le cytoplasme désorganisé, en conservant son contour parfaitement régulier paraissant limité par une membrane (fig. 462, *4*). C'est le phénomène décrit, par de Vries et Tswett, sous le nom d'*isolement de la vacuole*, qui a fait admettre à ces auteurs l'existence, autour de la vacuole, d'une membrane différenciée. Dans une phase ultérieure, cette vacuole disparaît à son tour et l'anthocyane diffuse hors de la cellule. Le noyau, selon les cas, se gonfle et semble subir une sorte de liquéfaction, ou bien éclate, ou se contracte fortement.

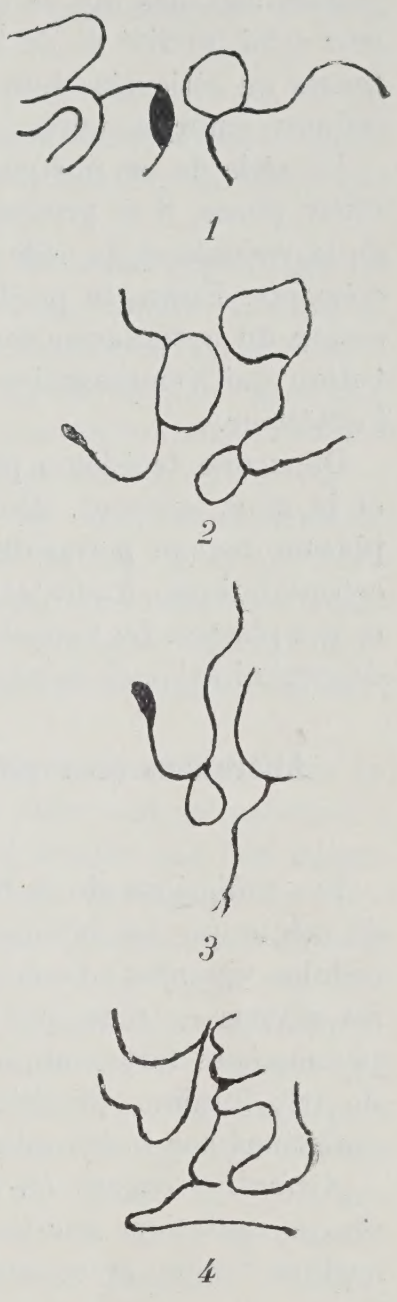


Fig. 464. — Formation, pendant la plamolyse d'une cellule épidermique d'*Iris germanica*, de figures myéliniformes aux dépens du cytoplasme avoisinant la vacuole. 1 à 4, phases successives de ces formations, aboutissant finalement, en 4, à la production d'une structure alvéolaire du cytoplasme.

Lorsque la plasmolyse est effectuée dans une solution très fortement hypertonique, il arrive parfois que, pendant la contraction des cellules, le cytoplasme forme, sur la périphérie de la vacuole, des invaginations qui donnent à celle-ci un contour lobé. Ces invaginations peuvent même péné-

1. Cette mort est due évidemment aux conditions anormales, car dans les conditions normales, la cellule se déplasmolyserait peu à peu.

trer plus profondément dans la vacuole et la morceler partiellement en petites vacuoles qui se disséminent dans le cytoplasme où, par suite de leur semi-fluidité et de leur petitesse, elles prennent des formes filamenteuses ou réticulées tout à fait semblables à celles qui caractérisent les cellules embryonnaires.

La série de ces phénomènes peut s'expliquer comme il suit : dans la première phase, il se produit une exosmose rapide déterminant la contraction de la vacuole et de celle du cytoplasme, ainsi qu'une augmentation de ses courants. Enfin, la production de figures pseudomyéliniques et l'alvéolisation du cytoplasme semblent dues à la séparation de son eau de constitution qui s'emmagasine dans de petites vacuoles avant de se diffuser à l'extérieur.

Dans une troisième phase, la déshydratation atteint son maximum et la mort survient. Alors, se produit une nouvelle hydratation du cytoplasme devenu perméable, par suite de la désorganisation de la pellicule ectoplasmique, hydratation amenant la vésiculisation des chondriosomes et des plastes. La vacuole, plus résistante, finit, enfin, par se résorber par désorganisation de sa paroi ; puis le cytoplasme et le noyau se coagulent.

Altérations provoquées par les rayons ultra-violets, les rayons X et les rayons α.

Les radiations de faible longueur d'onde : rayons U. V. et rayons X, de même que les rayons α émis par les corps radioactifs, détruisent les cellules vivantes ; mais cette destruction, surtout par les rayons X et les rayons α, n'est pas instantanée ; elle est, au contraire, précédée de phénomènes fort complexes et sur lesquels l'on ne possède encore que de très minimes précisions. On envisagera successivement l'action de ces radiations sur le cytoplasme et sur le noyau.

Action des rayons U.-V. et des rayons X sur le cytoplasma. — L'action de ces radiations sur les constituants morphologiques du cytoplasma est surtout connue grâce aux travaux de Nadson et de ses élèves Rochline et Stern. Ces auteurs ont utilisé, comme objet de recherches, des Levures diverses et des cellules épidermiques d'*Allium Cepa*. Ils constatent, dans tous ces cas, que la radiation produit d'abord une excitation de l'activité cytoplasmique : les courants deviennent plus rapides ; le cytoplasme forme, du côté de la vacuole, des prolongements amœboïdes qui déforment constamment le contour de celle-ci. Dans une seconde phase, les formes des vacuoles redeviennent ce qu'elles étaient primitivement ; en même temps, des gouttelettes huileuses se forment en grand nombre, dans le cytoplasme. Enfin, apparaissent des phénomènes de plasmolyse et les cellules ne tardent pas à mourir.

Le radium et ses sels exercent des effets similaires, comme l'ont montré les travaux de l'Ecole de Nadson et ceux de Milovidov. En outre, ces auteurs ont étudié l'action de ces sels radioactifs sur le chondriome. Or cette action paraît être très faible ; le chondriome, si sensible à la plupart des

agents externes, n'est lésé que très lentement. Ces lésions consistent en une vésiculisation des chondriosomes et des plastes accompagnée de leur dégénérescence graisseuse (lipophanérose).

Action sur le noyau des rayons X et des rayons γ du radium. — C'est un fait très remarquable que le noyau est beaucoup plus sensible que le chondriome à l'action des rayons X et des rayons γ ; il semble, en effet, que le noyau soit le *centre radiosensible* de la cellule.

Les travaux poursuivis sur cette question dans le domaine végétal, depuis le travail fondamental de KOERNICKE (1906), ceux de NADSON et, surtout, de MILOVIDOV par exemple, sont encore très peu nombreux. Ils suffisent, toutefois, à montrer que les radiations altèrent les noyaux au repos qui, sous cette influence, ne tardent pas à subir une caryolyse plus ou moins rapide. Mais les tissus jeunes sont surtout sensibles aux rayons X ou γ ; leurs mitoses sont profondément altérées ; dans des méristèmes irradiés, KOERNICKE, MILOVIDOV et d'autres expérimentateurs ont vu se produire des caryocinèses atypiques, avec fuseau multipolaire, caryocinèses conduisant à la formation de noyaux hyper- ou hypochromatiques, noyaux déséquilibrés, impliquant la mort des cellules auxquelles ils appartiennent ; de telles mitoses sont donc dites *dégénératives*.

C'est dans le domaine animal, et surtout en vue des recherches sur la radiothérapie du cancer, que les questions de cet ordre ont été précisées ; des innombrables travaux exécutés sur ce sujet, il semble que l'on puisse conclure que l'action des rayons X produit, soit une excitation de l'activité nucléaire, soit, au contraire, dans les tissus jeunes, des mitoses dégénératives ; c'est là le principe de l'emploi des rayons X dans le but d'arrêter la prolifération des cellules cancéreuses (LACASSAGNE et MONOD).

Action des rayons α sur les divers constituants cellulaires. — On sait que ces rayons, émis par les corps radioactifs, sont constitués par des particules matérielles extrêmement petites, mais animées d'une très grande vitesse. Les rayons α sont donc essentiellement différents des rayons U.-V. ou des rayons X, et, en fait, ils paraissent agir sur la cellule d'une tout autre manière que ceux-ci ; leur action, peu connue encore, présente vraisemblablement un très grand intérêt, comme tendent à le montrer les remarquables expériences de HOLWECK et LACASSAGNE.

Ces savants ont étudié l'action des rayons α, émis par du polonium, sur les cellules de Bactéries, de Levures et, surtout, du *Polytoma uvella* qui s'est révélé l'objet de choix. Les rayons α déterminent, chez ce Flagellé, quatre types, bien distincts, de lésions : une cellule de *Polytoma* peut, en effet, après irradiation, rester mobile ou, au contraire, mais beaucoup plus rarement, être immobilisée. Lorsqu'elle reste mobile, elle peut, soit subir la palintomie, les cellules résultant de celle-ci ne tardant pas à mourir (altération du type A), soit grossir, devenir monstrueuse, enfin mourir sans s'être divisée (altération du type B). Lorsqu'elle est immobilisée, la cellule de *Polytoma* peut continuer de grossir, puis mourir (altération du type C), ou bien mourir sans avoir grossi (altération du type D). Or, HOLWECK et LACASSAGNE ont réussi, par une méthode statistique, à établir

que chaque type de lésion correspond à la chute d'un nombre déterminé de particules sur un territoire cellulaire de surface déterminée, variant suivant les lésions, mais toujours relativement très petite ; tout se passe comme si chaque lésion correspondait à la destruction, par les projectiles α lancés au hasard, à la destruction, dans la cellule, d'une cible de dimension caractéristique.

Holweck et Lacassagne, connaissant la surface de ces cibles, ont tenté de rechercher si celles-ci ne correspondraient pas à certains constituants cellulaires de mêmes dimensions. Ils ont été ainsi conduits à l'interprétation suivante, dont on ne peut contester qu'elle soit cohérente. Les altérations du type A répondraient à des chutes dans la chromatine du noyau ; celle-ci, bien qu'altérée, pourrait encore être répartie entre des cellules-filles ; mais ces dernières ne sauraient subsister avec un matériel nucléaire modifié. Les altérations du type B seraient provoquées, non seulement par une modification de la chromatine, mais encore par une lésion du centrosome, touché par les particules α ; d'où l'impossibilité des divisions. Enfin, les altérations des types C et D seraient dues, en plus, à une destruction des mastigosomes ; ces corpuscules étant fort petits, les chances sont faibles pour qu'ils soient rencontrés par une particule ; d'où la rareté relative de ces altérations. D'une manière générale, en effet, les dimensions des cibles caractéristiques de chaque lésion, calculées par la méthode statistique, correspondent aux dimensions, soit du noyau, soit du centrosome, soit des mastigosomes ; quant au cytoplasme, cible très volumineuse et qui doit toujours être touchée, il semble que les particules α soient incapables de le léser au point d'entraver son fonctionnement.

Holweck et Lacassagne ont été conduits, par la même méthode, à envisager l'existence, chez une Levure, *Saccharomyces ellipsoideus*, d'un centrosome extrêmement petit, non décelable par le microscope. D'une manière générale, ces savants ont réussi à interpréter, non seulement les différences d'action des rayons α sur des cellules de divers types, mais encore les différences d'action des rayons α, des rayons X et des rayons U.-V. sur une même cellule ; rayons X et rayons α, apportant des quanta d'énergie, volumineux mais relativement rares, peuvent toucher exclusivement certains points de la cellule ; les rayons U.-V., apportant, au contraire, des quanta d'énergie très petits, mais très nombreux, atteignent simultanément tous les points de la cellule, dont tous les organites, comme on le constate en fait, sont en même temps détruits.

ALTÉRATIONS ACCOMPAGNANT LA MORT NATURELLE DES CELLULES

Lorsqu'on examine les cellules d'un tissu quelconque, sur le vivant, même dans le liquide de Ringer, on constate toujours qu'elles manifestent plus ou moins vite des signes d'altération qui aboutissent, au bout d'un

temps plus ou moins long, à leur mort. Ces altérations paraissent inévitables ; elles s'expliquent par la déshydratation que subissent les cellules, pendant la coupe ou le détachement, par le milieu artificiel où elles sont placées, par la pression de la lamelle, par le manque d'air, et par la lumière intense utilisée pendant l'observation. C'est ce qui rend si difficile toute observation vitale. On arrive à retarder ces altérations par l'examen de feuilles ou de bractées très minces observées par simple transparence et qui sont protégées par leurs cuticules très peu perméables. Cependant, ces cellules s'altèrent par l'endroit où a été pratiquée la section et l'altération se transmet ensuite, plus ou moins rapidement, dans toutes les cellules de l'organe. Seuls, les Champignons, que l'on peut examiner dans leur milieu de culture, en chambre humide, et qui, d'ailleurs, montrent, pour la plupart, une extraordinaire résistance à la plupart des agents physiques et chimiques, permettent d'éviter complètement ces altérations. Ce qui complique les choses, c'est qu'on ne peut savoir exactement quand l'altération de la cellule commence. Toutefois, il est a un moyen de reconnaître si une cellule est vivante, ce sont les mouvements du cytoplasme. Si une cellule est le siège de mouvements cytoplasmiques, on peut être sûr qu'elle est vivante et ne présente pas d'altérations très notables. Toutefois, l'existence de mouvements ne prouve pas que la cellule n'ait pas déjà manifesté des altérations car, d'une manière générale, toute lésion provoque une accélération notable des courants cytoplasmiques et il y a des cellules dans lesquelles ces mouvements paraissent uniquement provoqués par la lésion.

Quoi qu'il en soit, le noyau paraît être un organite particulièrement vulnérable. Des expériences de Chambers, dont la portée, il est vrai, a été quelque peu atténuée par d'autres expériences, plus récentes, dues à Chambers et Martens (cf. p. 175, note 2), avaient démontré qu'il suffit de percer la membrane d'une cellule pour qu'immédiatement le noyau se coagule. C'est donc dans le noyau que se manifestent les premières altérations de la cellule : elles se traduisent par une accentuation de la structure confusément granuleuse que présentent certains noyaux de cellules végétales, ou par l'apparition d'une structure granuleuse, lorsque celle-ci fait défaut, phénomènes qui correspondent à une augmentation de réfringence de la substance nucléaire et à la coagulation. Seulement, les altérations des noyaux sont moins visibles que celles du cytoplasme et, entre autres, des chondriosomes et des plastes. En même temps, ou immédiatement après, on constate un épaississement des chondriosomes et des plastes, bientôt accompagné de leur transformation en vésicules. Enfin, les mouvements de circulation du cytoplasme s'arrêtent et font place à des mouvements browniens.

Par contre, s'il est difficile de savoir où commencent les premières altérations de la cellule, on possède des données relativement précises sur le moment où se produit la mort des cellules. Un premier signe de la mort des cellules se manifeste, dans les colorations vitales au rouge neutre, par le fait que, brusquement, la vacuole, qui, jusqu'à ce moment, était le seul élé-

ment coloré de la cellule, se décolore brusquement, tandis que le colorant se fixe sur le cytoplasme et le noyau. C'est là un phénomène constant, qui paraît provenir, soit de ce qu'à ce moment le cytoplasme perd ses propriétés réductrices, soit, plutôt, de la destruction de la pellicule endoplasmique permettant la diffusion du colorant accumulé dans la vacuole. Ce phénomène est à rapprocher des phénomènes d'*autochromatisme nucléaire* constatés dans certaines cellules dont la vacuole renferme de l'anthocyane (P. A. Dangeard, F. Moreau, Guilliermond). Ces auteurs ont constaté que, dès que la mort apparaît, les vacuoles de ces cellules se décolorent et le pigment va se localiser dans le cytoplasme et, surtout, dans le noyau, qu'il colore. Ce phénomène s'observe notamment à la fin de la plasmolyse.

On peut également déterminer le moment où les cellules meurent en les plaçant dans une solution d'éosine, qui ne pénètre dans la cellule et ne colore le noyau et le cytoplasme, qu'au moment de la mort des cellules. P. Becquerel a préconisé l'emploi d'un mélange de rouge neutre et de bleu de méthylène. Le rouge neutre colore les vacuoles des cellules vivantes, et le bleu de méthylène, moins facilement pénétrable, colore seulement le cytoplasme des cellules mortes.

Enfin, l'examen des cellules à l'ultramicroscope permet facilement de reconnaître le moment où les cellules meurent. Les cellules vivantes, en effet, montrent, comme nous l'avons vu, un cytoplasme optiquement vide, dans lequel il n'y a d'éclairé que les granulations lipoïdiques. Dès que les cellules s'altèrent, le déplacement très rapide de ces granulations s'arrête pour faire place à un mouvement brownien ; puis le cytoplasme devient laiteux et finit par prendre un aspect uniformément granuleux et fortement lumineux (aspect neigeux), qui correspond à sa coagulation.

Dès la mort des cellules, c'est-à-dire dès la coagulation du cytoplasme, on assiste à une série de phénomènes qu'on désigne sous le nom d'*autolyse* et qui consistent en une autodigestion du protoplasme sous l'action des diastases protéolytiques intracellulaires.

Ces diastases, dont l'action n'est plus inhibée, amènent dans la cellule des modifications caractéristiques de la dégénérescence ou *nécrobiose* cellulaire qui consistent essentiellement en une autolyse, c'est-à-dire en une digestion partie de l'intérieur même de la cellule et déclanchée par les diastases qui existent pendant la vie, mais qui, en raison d'un mécanisme qu'on ignore encore, n'agissent pas sur la matière vivante de la cellule.

Les modifications qui se produisent dans la cellule sont, en général, d'abord une vésiculisation de plus en plus accentuée des chondriosomes et des plastes. provoquant la structure alvéolaire décrite par Bütschli. Les vésicules mitochondriales, souvent énormes, finissent parfois par éclater, puis leur paroi se résoud en une infinité de petits grains réfringents qui se disséminent dans la cellule.

La vacuole, à son tour, se détruit par résorption de la paroi périvacuolaire amenant une contraction du cytoplasme, qui se détache de la paroi cellulosique, simulant une plasmolyse, et prend l'aspect d'un coagulum granulo-alvéolaire baignant dans le liquide de la cavité cellulaire.

En même temps, il se produit des phénomènes nucléaires. Le noyau, attaqué par les diastases protéolytiques, prend dans les coupes fixées et colorées, un aspect désigné sous le nom de *pycnose* : il se colore d'une manière homogène. On explique cette coloration par le fait que l'acide nucléique serait libéré par suite de l'action des diastases protéolytiques. Cette dislocation est lente et l'on trouve des cellules dans lesquelles tout est détruit, sauf le noyau, qui continue à se colorer. Ensuite, survient la *caryolyse*, qui consiste en un gonflement du noyau, lequel cesse de se colorer : il se remplit d'eau, et semble éclater. Il se produit donc une sorte de dissolution du noyau.

Dégénérescence cellulaire pendant la fanaison des fleurs.

La dégénérescence cellulaire a fait l'objet d'une étude de GUILLIERMOND dans les cellules épidermiques de diverses Monocotylédones, lors de leur fanaison.

Dans les fleurs d'*Iris germanica*, on observe, pendant la fanaison, dans les cellules épidermiques des diverses pièces florales, des phénomènes très curieux, qui portent d'abord sur les plastes et les chondriosomes. Les plastes (leucoplastes, chloroplastes et chromoplastes) se remplissent d'une infinité de petites granulations lipoïdiques, osmio-réductrices, puis se gonflent et prennent l'aspect d'énormes vésicules. Puis, peu à peu, leur contour perd sa netteté et finit par cesser d'être visible. A leur place, il ne subsiste plus qu'un amas de globules lipoïdiques, qui ont une tendance à se fusionner en gros globules, tandis que le substratum du plaste se réduit à une poussière de petites granulations colorables après fixation et qui ne tardent pas à disparaître. En même temps, les chondriosomes se gonflent et se vésiculisent, mais sans former de granulations lipoïdiques.

Le cytoplasme paraît se résorber et le noyau subit, à son tour, une caryolyse qui le réduit à sa membrane ; celle-ci prend un contour irrégulier, puis se déchire et se résorbe. Finalement, il ne subsiste plus, dans la cellule, que de gros globules graisseux résultant de la désorganisation des plastes.

Dans les tissus chlorophylliens, ces globules apparaissent colorés en vert et, dans les cellules renfermant des pigments xanthophylliens, en jaune, ces pigments se dissolvant dans les graisses, pendant la dégénérescence.

Il semble que ces modifications soient dues à une séparation des lipoïdes du complexe lipo-protéique du plaste (lipophanérose).

Ce sont sans doute des phénomènes de même ordre, se produisant dans le cytoplasme lui-même, qui amènent la *dégénérescence graisseuse* que l'on rencontre souvent dans les cellules animales et dans les Champignons.

Dans d'autres fleurs (Glaïeul, Tulipe, *Clivia*), on constate simplement la vésiculation des plastes et des chondriosomes. Les vésicules qui en résultent finissent par éclater et se désagréger en petits grains réfringents qui ne sont pas osmioréducteurs et se disséminent dans le cytoplasme. Mais il n'y a pas de dégénérescence graisseuse.

BIBLIOGRAPHIE

Aase (H. C.) et Powers (L.). — Chromosome numbers in crop plants. — *Amer. Journ. Bot.* — 13. — *367-372.* — *1926.*

Abele (Karlis). — Untersuchungen an Gametophyten von *Peperomia incana.* — *Bot. Arch.* — 7. — *3-4, 321-324.* — *1924.*

— Sur les nucléoles des cellules radicales de *Vicia amphicarpa* Dorthes. — *C. R. Soc. de Biol.* — 92. — *887.* — *1925.*

— Zur Bildung der Nukleolen in den Pflanzenzellen. — *Bull. Soc. Biol Lettonie.* — 1. — *21-24.* — *1929.*

Acton (Miss E.). — Studies on nuclear division in Desmids. I. *Hyalotheca dessiliens* (Sm.) Breb. — *Ann. of. Bot.* — 30. — *379-382.* — *1916.*

— Observations cytologiques sur les Chroococcacées. — *Ann. of Botany.* — *1911.*

Adams. — Toxicity as evidenced by change in the protoplasmic structure of root hairs of wheat. — *Am. Journ. of Bot.* — *1927.*

Aggazzotti. — Ricerche ultramicroscopiche sui globuli rossi di *Sperlepes fuscus.* — *Zeitschr. f. allg. Physiol.* — *1918.*

Afzelius (K.). — Zur Embryosackentwicklung der Orchideen. — *Svensk. Bot. Tids.* — 10. — *183-227.* — *1916.*

— Embryosackentwicklung und Chromosomenzahl bei einigen *Platanthera* Arten. — *Svensk. bot. Tidskr.* — 16. — *371-382.* — *1922.*

— Embryologische und zytologische Studien in *Senecio* und verwandten Gattungen. — *Acta Horti Bergiani.* — 8. — *123-219.* — *1924.*

Åkerman. — Untersuchungen über die Chemotaxis der Laubmoos spermatozoïden. — *Bot. Notiser.* — *1915.*

— Untersuchungen über die Aggregation in den Tentakeln von *Drosera rotundifolia.* — *Bot. Notiser.* — *1917.*

Alexeieff. — Sur la question du noyau chez les Bactéries. Contribution à l'étude des mitochondries et des grains métachromatiques. — *Arch. f. Protist.* — *1924.*

Ali-Cohen. — *Zentralbl. f. Bakt.* — *1890.*

Allen (Cl. E.). — Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense.* — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 42. — *72-82.* — *1905.*

— Nuclear division in the pollen mother cells of *Lilium canadense.* — *Ann. of Bot.* — 19. — *189-258.* — *1905.*

— Die Keimung der Zygote bei *Coleochaete.* — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 23. — *285-292.* — *1905.*

— Cell structur, growth and division in the antheridia of *Polytrichum Juniperinum* Willd. — *Arch. f. Zellf.* — 8. — *121-188.* — *1912.*

Allen (Cl. E.). — The spermatogenesis of *Polytrichum juniperinum*. — *Ann. of Bot.* — 31. — *269-291.* — *1917.*

Allen (Irene M.). — The cytology of *Matthiola incana* with reference to the genetics of certain cultivated varieties. — *New Phytologist.* — 23. — *1924.*

Altmann (R.). — Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. — *Leipzig.* — *1890.*

Alvarado (S.). — Plastosomas y leucoplastos en algumas Fanerogamas. — *Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biologicas de la Universitad de Madrid.* — *1918.*

— Sobre el estudio del condrioma de la celula vegetal con el methodo tanoargentico. — *Bol. d. l. Real Soc. Esp. de Hist. nat.* — *1918.*

— El condrioma y el sistema vacuolar en las celulas vegetales. — *Bol. d. l. Real Soc. Esp. de Hist. nat.* — *1918.*

— Sobre el verdarero significado del sistema de fibrillas conductor de las excitationes en las plantas de Nemec. — *Bol. d. l. Real Soc. Esp. de Hist. Nat.* — 19. — *147.* — *1919.*

— El origina de los chloroplastos en las hojas de *Cicer arietinum*. Una investigacion histologica y critica sobre la teoria de la dualitad del condrioma en las Fanerogamas. — *Trab. d. Mus. Sc. Bot. Madrid.* — *1923.*

— Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen in den Paraphysen von *Mnium cuspidatum*. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 41. — *85.* — *1923.*

Amadei. — Ueber spindelförmige Eiweisskörper in der Familie der Balsamimen. — *Bot. Ztg.* — *1898.*

Amato. — Ueber die Lipoïde der *Blastomyces*-zellen. Microchemische und chemische Untersuchungen. — *Centr. f. Bakt.* — *1916.*

Andrews (F. M.). — Karyokinesis in *Magnolia* und *Liriodendron* with special reference to the behavior of the chromosomes. — *Beitr. z. bot. Zentralbl.* — 11. — *134-142.* — *1901.*

— Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 56. — *221.* — *1915.*

Arber (Agnès). — On root development in *Stratiotes aloides* L., with special reference to the occurence of amitosis in an embryonic tissue. — *Proceed. of the Cambridge Phil. Soc.* — 17. — *369-379.* — *1914.*

Arloing (F.) et Richard (G.). — Sur les corpuscules métachromatiques des Corynébactéries. — *Rev. gén. bot.* — *1921.*

Armand (L.). — Les phénomènes cinétiques de la prophase hétérotypique chez *Lobelia Erinus*. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 156. — *1089.* — *1913.*

Arnold. — Das Plasma der somatischen Zellen. — *Arch. f. mikr. Anat.* — *1913.*

Arnoldi. — Materialen zur Morphologie der Meeresiphoneen. — *Flora.* — *1913.*

Artom (C.). — La polyploïdie dans ses corrélations morphologiques et biologiques. — *Réun. plén. de la. Soc. de Biol.* — *Paris.* — *1928.*

Astbury (W. T.), Marwick (T. C.) et Bernal (I. D.). — X-Ray analysis of the structure of the wall of *Valonia ventricosa*. — *Proc. Roy. Soc. London. Ser. B.* — 109. — *443-449.* — *1932.*

Atkinson (G. F.). — Studies on reduction in plants. — *Bot. Gaz.* — 28. — *1-26.* — *1899.*

Aubel (E.), Aubertin (E.) et Génevois (L.). — Sur le potentiel d'oxydo-

réduction de la Levure, des anaérobies facultatifs, des anaérobies stricts et des milieux où vivent des organismes. — *Ann. Physiol. et Ph. Chim. biol.* — 5. — *1.* — *1929.*

Aubel (E.) et Génevois (L.). — Etat actuel de la question des ferments. — *Paris.* — *1929.*

Augem. — Les glucides des Iris (nature, genèse et transformation). — *Rev. g. Bot.* — 40. — *456.* — *1928.*

Asvadourova (Mlle N.). — Recherches sur la formation des pigments de quelques cellules pigmentaires et des pigments. — *Arch. anat. micr.* — *1913.*

Babcock (E. B.). — Species hybrids in *Crepis* and theis bearing on evolution. — *The americ. natur.* — 58. — *296-310.* — *1924.*

Babcock (E. B.) et Clausen (J.). — Meiosis in two species and three hybrids of *Crepis* and his bearing on taxonomic relationship. — *Univ. Calif. Public. Agric. Sc. 2.* — 14. — *401-432.* — *1929.*

Babcock (E. B) et Collins (J. L.). — Interspecific hybrids in *Crepis.* — *Univ. Calif. Pub. Agr. Sci. 2.* — 5. — *191-204.* — *1920.*

— Interspecific in *Crepis.* — I *Crepis capillaris* (L.). Wallr. × *C. tectorum* L. — *Proc. Nat. Acad. Sci.* — 6. — *670-674.* — *1920.*

Babcock (E. B.) et Lesley (M. M.). — Chromosome number und individuality in the genus *Crepis.* — II. The chromosomes and taxonomie relationships. — *Univ. Calif. Pub. Agr. Sci. 2.* — 11. — *315-341.* — *1926.*

Babes. — Ueber isolierte farbbare Antheile der Bakterien. — *Zeitschr. f. Hygiene.* — *1889.*

— Beobachtungen über die metachromatische Körperchen. — *Zeitsch. f. Hygiene.* — *1895.*

Baccarini (P.). — Sulle cinesi vegetative del *Cynomorium coccineum.* — *Nuovo Giorn. Bot. ital.* — 15. — *109-203.* — *1908.*

— Sui cristalloïdi fiorali di alcune Leguminose. — *Boll. dell. Soc. Bot. It.* — *1895.*

Bach-Wieg (Mlle). — Sur le vacuome d'*Erysiphe graminis.* — *C. R. Ac. Sc.* — *1925.*

Bachmann (Mlle F. M.). — A new type of spermogonium and fertilization in in *Collema.* — *Ann. of. Bot.* — 26. — *747-760.* — *1912.*

— The origin and development of the apothecium in *Collema pulposum* (Bernh.) Ach. — *Arch. f. Zellforsch.* — 10. — *369-430.* — *1913.*

Baeyer (A.). — Ueber die Wasserentziehung und Bedeutung für Pflanzenleben und die Gärung. — *Ber. d. d. chem. Ges.* — 3. — *63.* — *1870.*

Bagchee (K.). — Cytology of the Ascomycetes. *Pustularia bolarioides* Ramsb. I. Spore development. — *Ann. of Bot.* — 39. — *217-266.* — *1925.*

Bailey (I. W.). — The structure of the bordered pits of conifers and its bearing upon the tension hypothesis of the ascent of sap in plants. — *Bot. Gaz.* — 62. — *133-142.* — *1916.*

— Phenomena of cell division in the cambium of arborescent Gymnosperms and their cytological significance. — *Proc. of the nat. Acad. of Sc.* — 5. — *283-285.* — *1919.*

— The formation of the cell-plate in the cambium of the higher plants. — *Proc. of the Nat. Acad. of Sc.* — 6. — *197-200.* — *1920.*

— The significance of the cambium in the study of certain physiological problems. — *Journ. of gen. Physiol.* — 2. — *519-533.* — *1920.*

Bailey (I. W.). — The cambium and its derivative tissues. III. A reconnaissance of cytological phenomena in the cambium. — *Amer. Journ. of Bot.* — 7. — *417-434.* — *1920.*

— The cambium and its derivative tissues. V. A reconnaissance of the vacuome in living cells. — *Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.* — 10. — *651-682.* — *1930.*

Bailey (I. W.) et Zirkle (C.). — The cambium and its derivative tissues. The effects of Hydrogen ion concentration in vital staining. — *The Journ. of. general Physiology.* — 14. — *363.* — *1931.*

Baird (E. A.). — The structure and behaviour of the nucleus in the life-history of *Phycomyces nitens* and *Rhizopus nigricans.* — *Trans. Wisconsin Acad. of Sc. Arts et Let.* — 21. — *357-380.* — *1924.*

Balbiani (E. G.). — Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de *Chironomus.* — *Zool. Anz.* — 4. — *637-641.* — *662-666.* — *1881.*

Bally (Walter). — Cytologische Studien an Chytridineen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 50. — *95-157.* — *1911.*

— Chromosomenzahlen bei *Triticum-* und *Aegilops* Arten. Ein cytologischer Beitrag zum Weizenproblem. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 30. — *163-172.* — *1912.*

Bambacioni. — Osservazioni nella structura del citoplasma in relazioni con le fibrille de Nemec. — *Ann. di Botanica.* — *1923.*

Bambeke (Ch. van). — Le mycelium de *Lepiota meleagris.* — *C. R. Ac. Sc. de Bruxelles.* — 46. — *1-57.* — *1901.*

— Sur la présence des cristalloïdes chez les Autobasidiomycètes. — *C. R. Ac. Sc. Bruxelles.* — *1902.*

— La relation du mycélium avec le carpophore chez *Ithyphallus impudicus* et *Mutinus caninus.* — *C. R. Ac. Sc. Bruxelles.* — *1910.*

Bannier (J. P.). — Untersuchungen über apogame Fortpflanzung bei *Erophila Verna.* — *Recueil des trav. bot. néerlandais.* — 20. — *106 p.* — *1923.*

Baranetzky (J.). — Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. — *Bot. Ztg.* — 38. — *261-247* ; *265-274* ; *281-295.* — *1880.*

Baranow (P.). — Cytologische und embryologische Untersuchungen über *Drimiopsis maculata.* — *Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.* — 3. — *131-148.* — *1926.*

Bauch (R.). — Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und sexual Physiologie der *Ustilago bromivora* und *Ustilago grandis.* — *Zeitschr. f. Bot.* — 17. — *129-177.* — *1925.*

Baur (E.). — Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 16. — *363-367.* — *1898.*

— Die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. — *Flora.* — 88. — *319-332.* — *1901.*

— Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien. I. — *Bot. Ztg.* — 62. — *1* Abt. — *21-44.* — *1904.*

Bary (A. de). — Uber apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. — *Bot. Zeitung.* — 36. — *449* p. — *1878.*

— Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. — *Leipzig.* — *1884.*

Bary (A. de). — Comparative Anatomy of the vegetative organs of the Phanerogams and Ferns. — *Clarendon Press, Oxford.* — *658* p. — *1884.*

Baumgartel. — Das Problem der Cyanophyceenzellen. — *Arch. f. Protist.* — *1920.*

Beauchamp (P. de). — Les colorations vitales. — *Année biologique,* — *1906.*

— Recherches sur les Rotifères. — *Thèse Sorbonne.* — Paris, *1909.*

Beauverie (J.). — Contribution à l'étude des grains d'aleurone et particulièrement des globoïdes. — *Ann. Sc. nat. bot.* — *1908.*

— La théorie du mycoplasme et les corpuscules métachromatiques. — *C. R. Ac. Sc.* — *1911.*

— La signification des corpuscules métachromatiques dans les céréales infectées. — *C. R. Soc. Biol.* — *1911.*

— Corpuscules métachromatiques et phagocytose chez les Végétaux. — *C. R. Soc. Biol.* — *1913.*

— Les corpuscules métachromatiques du Bacille de Löffler. — *C. R. Soc. Biol.* — *1917.*

— Sur le chondriome des Basidiomycètes. — *C. R. Ac. Sc.* — *1914.*

— Sur le chondriome d'une Urédinée. — *C. R. Soc. biol.* — *1914.*

— La résistance plastidaire et mitochondriale et le parasitisme. — *C. R. Ac. Sc.* — *1921.*

— La résistance plastidaire et mitochondriale, esquisse d'une méthode applicable à l'étude du parasitisme et des maladies des plantes. — *Revue d'Auvergne.* — *1921.*

— Sur la formation de corps endogènes dans les cellules de l'*Azotobacter chroococcum.* — *Bull. Soc. Bot. Fr.* — *1926.*

— Critique des bases cytologiques de la théorie du mycoplasme. — *Rev. de Path. vég.* — *1926.*

— Le vacuome d'une Bactérie (*Azotobacter*). — *C. R. Soc. Biol.* — *1926.*

— Quelques aspects de la dégénérescence des plastes. Application au parasitisme. Contribution à l'étude de l'immunité chez les Végétaux. — *Rev. g. bot.* — *1928.*

— Action du parasite sur la résistance du chondriome-plastidome ; sa fragilisation et l'altération de la structure cellulaire. — *Proceed. of. the international Congress of Plant Science.* — *1929.*

Beauverie (J.) et Guilliermond (A.). — Etude sur la structure du *Botrytis cinerea.* — *Centr. f. Bak.* — *1903.*

— Note préliminaire sur les globoïdes et certaines granulations des graines ressemblant aux corpuscules métachromatiques. — *C. R. Ac. Sc.* — *1906.*

— Caractères histochimiques des globoïdes de l'aleurone. — *C. R. Soc. Biol.* — 64. — *482.* — *1908.*

Beauverie (J.) et Hollande (A. Ch.). — Corpuscules métachromatiques des Champignons des Teignes. Nouvelle technique de différenciation de ces parasites. — *C. R. Soc. Biol.* — *1916.*

Becker (W. A.). — Influence des colorants de la série des azines sur la marche de la cinèse somatique dans les racines chez l'*Allium Cepa.* — *Rev. gén. bot.* — 44. — *24.* — *1932.*

— Influence des colorations vitales sur le cours de la cinèse somatique. — *Acta Societatis Botanicorum Poloniæ.* — *1930.*

— Ueber die Vitalfärbung der Zellplatte — *Protoplasma.* — 15. — *478.* — *1932.*

Becquerel (P.). — La vie latente des graines. — *Ann. Sc. nat. bot.* — *1907.*

— Action abiotique des rayons ultraviolets sur les spores sèches aux basses températures. — *C. R. Ac. Sc.* — *1910.*

— Recherches expérimentales sur la vie latente des spores de Mucorinées et des Ascomycètes aux basses températures. — *C. R. Ac. Sc.* — *1910.*

— La panspermie interastrale devant les faits. — *Rev. scient.* — *1911.*

— Observations sur la nécrobiose du protoplasme végétal à l'aide d'un nouveau réactif vital. — *C. R. Ac. Sc.* — *1923.*

— Rapport à la Caisse des Recherches scientifiques sur l'étude ultramicroscopique du cytoplasme. — *1925.*

Beer (R.). — Sur les élaïoplastes. — *Ann. of Botany.* — *1913.*

— On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae. — *Beih. z. bot. Centralbl.* — 19. — *286-313.* — *1905.*

— On the development of the spores of *Helminthostachys zeylanica.* — *Ann. of Bot.* — 20. — *177-186.* — *1906.*

— Studies on spore development. II. On the structure and division of the nuclei in Compositae. — *Ann. of Bot.* — 26. — *705-726.* — *1912.*

— Studies on spore development. III. The premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Equisetum arvense.* — *Ann. of Bot.* — 27. — *643-659.* — *1913.*

Beer (R.). et Arber (Agnès). — On the occurence of binucleate and multinucleate cells in growing tissues. — *Ann. of Bot.* — 29. — *597-598.* — *1915.*

Belajeff (W.). — Ueber Bau und Entwickelung der Spermatozoïden der Gefässkryptogamen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 7. — *122-125.* — *1888.*

— Ueber Bau und Entwickelung der Spermatozoïden der Pflanzen. — *Flora.* — 79. — *1-48.* — *1894.*

— Ueber den Nebenkern in spermatogenen Zellen und die Spermatogenese bei den Farnkräutern. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 15. — *337-339.* — *1897.*

— Ueber die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen. — *Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.* — 15. — *339-342.* — *1897.*

— Ueber die Aehnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Tieren und Pflanzen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 15. — *342-345.* — *1897.*

— Ueber die Cilienbildner in den Spermatogenen Zellen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 16. — *140-144.* — *1898.*

— Ueber dis Centrosome in den spermatogenen Zellen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — *17.* — *199-205.* — *1899.*

Belar (K.). — Beiträge zur Kenntniss des Mechanismus der indirekten Kernteilung. — *Naturwiss.* — 15. — *725.* — *1927.*

— Uber die Naturtreue der fixierten Präparaten. — *Verh. V. intern. Krongs. f. Vererb. Berlin 1927.* — 1. — *402.* — *1928.*

— Die cytologischen Grundlagen der Vererbung, *in* Baur und Hartmann : *Handbuch der Vererbungswissenschaft*, Bd. I, *Lief 5.* — *Berlin, Borntraeger.* — *1928.*

Belling (J.). — The behavior of homologous chromosomes in triploid *Canna.* — *Proceed. of the Nat. Acad. of Sc.* — 57. — *197-201.* — *1921.*

BELLING (J.). — The distribution of chromosomes in the pollen grains of a triploid hyacinth. — *Amer. Nat.* — 58. — *440-446.* — *1924.*

— Fracture of chromosomes in rye. — *Journ. Hered.* — 16. — *360.* — *1925.*

— Production of triploid and tetraploid plants. — *Journ. Hered.* — 16. — *463-464.* — *1925.*

— Chromosomes of *Canna* and of *Hemerocallis.* — *Journ. Hered.* — 16. — *465-466.* — *1925.*

— Homologous and similar chromosomes in diploid and triploid hyacinths. — *Genetics.* — 10. — *59-71.* — *1925.*

— *Carn. Inst. Wash. Year Book.* — 25. — *37-42.* — *1926.*

— Form of plants chromosomes. — *Journ. Hered.* — 18. — *371-374.* — *1927.*

— The nodes at the reduction division in bivalents of *Hyacinthus.* — *Nature.* — 119. — *527-528.* — *1927.*

— The diminution in number of the nodes in the bivalents of *Lilium.* — *Nature.* — 120. — *549.* — *1927.*

— The attachments of chromosomes at the reduction division in flowering plants. — *Journ. Genetics.* — 18. — *177-205.* — *1927.*

— Configurations of bivalents of *Hyacinthus* with regard to segmental interchange. — *Biol. Bull. Woods Hole.* — 52. — *480-487.* — *1927.*

— Nodes and chiasmas in the bivalents of *Lilium* with regard to segmental interchange. — *Biol. Bull. Woods Hole.* — 54. — *465-470.* — *1928.*

— The contraction of pachyphase chromosomes in *Lilium.* — *Nature.* — 122. — *685.* — *1928.*

— Contraction of chromosomes during maturation divisions in *Lilium* and other plants. — *Univ. Calif. Publ. Bot.* — 14. — *335-343.* — *1928.*

— A method for the study of chromosomes in pollen mother cells. — *Univ. Calif. Public. Bot.* — 14. — *293-294.* — *1928.*

— The ultimate chromomeres of *Lilium* and *Aloe* with regard to the number of genes. — *Ibid.* — 14. — *307-318.* — *1928.*

— Genes and chromomeres in flowering plants. — *Nature.* — 121. — *831-* — *1928.*

— Nodes and internodes of trivalents of *Hyacinthus.* — *Univ. Calif. Public. Bot.* — 14. — *379-388.* — *1929.*

BELLING (J.) et BLAKESLEE (A. F.). — The reduction divisions in haploid, diploid, triploid and tetraploid Daturas. — *Proceed. of the nat. Acad. of Sc.* — 9. — *106-111.* — *1923.*

— The assortment of chromosomes in triploid Daturas. — *Amer. Nat.* — 56. — *339-346.* — *1922.*

— The distribution of chromosomes in tetraploid Daturas. — *Amer. Nat.* — 58. — *60-70.* — *1924.*

— The configurations and sizes of the chromosomes in the trivalents of *25* chromosomes Daturas. — *Proc. of the nat. Ac. of Sc.* — 10. — *116-120.* — *1924.*

— On the attachment of non-homologous chromosomes at the reduction division in certain *25*-chromosomes Daturas. — *Proc. of the nat. Acad. Sci.* — 12. — *7-11.* — *1926.*

— The assortment of chromosomes in haploid Daturas. — *La Cellule.* — 37. — *353-366.* — *1927.*

Belzung (Er.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. — *Ann. Sc. nat. Bot. Sér. VII.* — 5. — *179-310.* — *1887.*

— La chlorophylle et ses fonctions. — *Thèse d'agrégation de Pharmacie.* — *Paris.* — *1889.*

— Sur le développement de l'amidon. — *Journ. de Bot.* — *1891.*

— Nouvelles recherches sur l'origine des grains d'amidon et des grains de chlorophylle. — *Ann. Sc. Nat. Bot.* — *1891.*

— Développement des grains d'aleurone et structure protoplasmique en général de quelques Papilionacées. — *Journ. de Bot.* — *1891.*

— Sur divers principes issus de la germination et leur cristallisation intracellulaire. — *Journ. de Bot.* — 6. — *49-55.* — *1892.*

— Nature des sphérocristaux des Euphorbes cactiformes. — *Journ. de Bot.* — 7. — *221-229* ; *261-267.* — *1893.*

— Note sur le développement de l'amidon dans les plantes germant à l'obscurité. — *Bull. Soc. Bot. de Fr.* — *1892.*

— Marche totale des phénomènes amylochlorophylliens. — *Journ. Bot.* — *1895.*

— Anatomie et physiologie végétales. — *Alcan, éd.* — *Paris.* — *1900.*

Benda (C.). — Die Mitochondria. — *Ergebn. d. Anat. u. Entwick.* — 12. — *743-781.* — *1902.*

Beneden (E. van). — Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation : *Ascaris megalocephala.* — *Arch. de Biol.* — 4. — *265.* — *1883.*

Bensley (R. R.). — On the nature of the canalicular apparatus of animal cells. — *Biol. Bull.* — 19. — *174-194.* — *1910.*

Berghs (J.). — La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogenèse végétale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes murs dans la microsporogenèse d'*Allium fistulosum* et de *Lilium lancifolium* (*speciosum*). — II. — Depuis l sporogonie jusqu'au spirème définitif dans la microsporogenèse de l'*Allium fistulosum.* — *La Cellule.* — 21. — *171-189 et 383-394.* — *1904.*

— La microsporogenèse de *Convallaria maialis.* — *La Cellule.* — 22. — *1905.*

— La microsporogenèse de *Drosera rotundifolia*, *Narthecium ossifragum* et *Helleborus fœtidus.* — *La Cellule.* — 22. — *1905.*

— Le noyau et la cinèse chez le *Spirogyra.* — *La Cellule.* — 23. — *55-86.* — *1906.*

— Les cinèses somatiques dans le *Marsilia.* — *La Cellule.* — 25. — *73-84.* — *1909.*

Bergon (P.). — Biologie des Diatomées. Les processus de division, de rajeunissement de la cellule et de sporulation chez *Biddulphia mobiliensis.* — *Bull. Soc. Bot. de Fr.* — 54. — *327.* — *1907.*

Berlese (A. N.). — Ueber die Befruchtung und Entwicklung der Oosphere bei den Peronosporeen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 31. — *159-196.* — *1898.*

Bernard (Claude). — Leçons sur les phénomènes communs aux animaux et aux végétaux. — *1879.*

Bernard (Noël). — L'évolution dans la symbiose. Les Orchidées et leurs Champignons commensaux. — *Ann. des Sc. Nat. Bot.* — 9. — *1-196.* — *1909.*

Berthelot (D.) et Gaudechon (H.). — Synthèse photochimique des hydrates

de carbone aux dépens des éléments de l'anhydride carbonique et de la vapeur d'eau, en l'absence de chlorophylle ; synthèse photochimique des composés quaternaires. — *C. R. Acad. Sc.*, — 150. — *1690.* — *1910.*

Berthold (G). — Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. — *Mitt. aus der zool. Station Neapel.* — 2. — *72-82.* — *1881.*

— Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 13. — *690.* — *1882.*

— Studien über Protoplasmamechanik. — *Leipzig.* — *1886.*

Bertrand (G.). — Sur l'intervention du manganèse dans les oxydations provoquées par la laccase. — *C. R. Acad. Sc.* — 124. — *1032-1055.* — *1897.*

— Recherches sur la laccase, nouveau ferment soluble à propriétés oxydantes. — *Ann. Chim. et Phys.* — 7e *sér.* — 12. — *115.* — *1897.*

Bertrand (G.) et Rosenblatt (Mme). — Sur les proportions de K et de Na contenues dans les Algues marines. — *Ann. Sc. Agron.* — 45. — *431.* — *1928.*

Betts (E. M.). — Heterothallism in *Ascobolus carbonarius.* — *Amer. Journ. of Bot.* — 13. — *427-432.* — *1926.*

Black (Caroline A.). — The morphology of *Riccia Frostii* Aust. — *Ann. of Bot.* — 27. — *511-529.* — *1913.*

Blackburn (K. B.). — The cytological aspects in the dioecious forms of *Lychnis.* — *Br. Journ. exptl. Biol.* — 1. — *413-430.* — *1924.*

— Polyploidy within a species. — *Nature.* — 120. — *157-158.* — *1927.*

— Chromosome numbers in *Silene* and the neighbouring genera. — *Verh. V. internat. Kongr. Vererb. Wiss. Berlin.* — *439-446.* — *1928.*

— On the occurence of sex chromosomes in flowering plants with some suggestions as to their origin. — *Proc. Internat. Congr. Plant. Sci. Ithaca.* — 1. — *299-306.* — *1929.*

— Chromosomes and classification in the genus *Rosa.* — *Americ. Natur.* — 59. — *200-205.* — *1925.*

Blackburn (K. B.) et Harrison (J. W. H.). — The status of british Roses as determined by their cytological behaviour. — *Ann. of Bot.* — 35. — *159-188.* — *1921.*

— The meiotic phase in the *Salicaceae.* — *Report Br. Assoc. Adv. Sci.* — *398.* — *1922.*

— Genetical and cytological studies in hybrid Roses. I. The origin of a fertile hexaploid form in the Pimpinellifoliae-Villosae crosses. — *Brit. Journ. of exp. Biol.* — 1. — *557-590.* — *1924.*

— A preliminary account of the chromosome behaviour in the Salicaceae — *Ann. of Bot.* — 38. — *361-378.* — *1924.*

Blackman (V. H.). — On the cytological features of fertilization and related phenomena in *Pinus silvestris* L. — *Phil. Trans. Roy. Soc. B.* — 190. — *395-426.* — *1898.*

— On the fertilization, alternation of generations, and general cytology of the Uredineae. — *Ann. of Bot.* — 18. — *323-373.* — *1904.*

Blackman (V. H.) et Fraser (H. T. J.). — Further studies on the sexuality of the Uredineae. — *Ann. of. Bot.* — 20. — *35-48.* — *1906.*

— On the sexuality and the development of the ascocarp of *Humaria granulata* Quél. — *Proc. Roy. Soc. of London, Ser. B.* — 77. — *354-368.* — *1906.*

Blackman (V. H.) and Welsford (E. J.). — The development of the perithecium of *Polystigma rubrum*. — *Ann. of Bot.* — 26. — *761-767.* — *1912.*

Blakeslee (A. F.). — Variations in *Datura* due to changes in chromosome number. — *The amer. Nat.* — 61. — *16-31.* — *1922.*

— Distinction between primary and secondary chromosome mutants in *Datura*. — *Proc. of the Nat. Ac. of Sc.* — *10.* — *109-116.* — *1924.*

— *Carn. Inst. Wash. Year Book.* — 24. — *40-44.* — *1925.*

— Nubbin, a compound chromosomal type in *Datura*. — *Ann. N. Y. Acad. Sci.* — 30. — *1-29.* — *1927.*

— Genetics of *Datura*. — *Verh. V Internat. Kongr. Vererb. Wiss. Berlin.* — *117-130.* — *1928.*

Blakeslee (A. F.), Belling (J.) et Farnham (M. E.). — Chromosomal duplication and mendelian phenomena in *Datura* mutants. — *Science, N. S.* — 52. — *388-390.* — *1920.*

— Inheritance in tetraploid Daturas. — *Bot. Gaz.* — 76. — *329-373.* — *1923.*

Blakeslee (A. F.), Belling (J.), Farnham (M. E.) et Bergner (A. D.). — An haploid mutant in the Jimson Weed *Datura Stramonium*. — *Science N. S.* — 55. — *646-647.* — *1922.*

Blakeslee (A. F.) and Cleland (R. E.). — Circle formation in *Datura* and *Oenothera*. — *Proc. Nat. Acad. of Sc.* — 16. — *177-183.* — *1930.*

Blakeslee (A. F.) et Farnham (M. E.). — Trisomic inheritance in the Poinsettia mutant of *Datura*. — *Amer. Nat.* — 57. — *481-495.* — *1923.*

Blakeslee (A. F.), Morrison (G.) et Avery (A. G.). — Mutations in a haploid *Datura*. — *Journ. Hered.* — 18. — *193-199.* — *1927.*

Blaringhem (L.). — Principes et formules de l'Hérédité mendélienne. — *Gauthier-Villars, édit., Paris, 1928.*

Bleier (H.). — Neuere zytologisch-genetische Arbeiten in der Gattung *Triticum*. — *Fortschritte der Landwirtsch.* — 1. — *280-286.* — *1926.*

— Karyologische Untersuchungen an Linsen-wicken-Bastarden. — *Genetica.* — 11. — *111-118.* — *1928.*

— Zytologische Untersuchungen an seltenen Getreide- und Rübenbastarden. — *Verh. V Internat. Kongr. Vererb. Wiss. Berlin.* — *447-452.* — *1928.*

— Zur Kausalanalyse der Kernteilung. — *Genetica.* — 13. — *27-76.* — *1931.*

Boedijn (K.). — Die Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana* mut. *simplex*. — *Zeitschr. Indukt. Abst. Vererb. Lehre.* — 24. — *71-76.* — *1920.*

— Die systematische Gruppierung der Arten von *Oenothera*. — *Zeitschr. Ind. Abst. Vererb. Lehre.* — 32. — *354-362.* — *1924.*

— Die typische und heterotypische Kernteilung der Oenotheren. — *Zeitschr. f. Zellen u. Gewebelehre.* — 1. — *265-277.* — *1924.*

— Die *Gigas-* und *Deuterogigas* formen der Oenotheren. — *Biol. Zentralbl.* — 44. — *127-137.* — *1924.*

— Mehrfache Chromosom-Verdoppelungen bei *Oenothera Lamarckiana*. — *Zeitschr. Bot.* — 18. — *161-191.* — *1925.*

— Der Zusammenhang zwischen den Chromosomen und Mutationen bei *Oenothera Lamarckiana*. — *Rec. trav. bot. néerl.* — 22. — *173-261.* — *1925.*

Böhm (J.). — Ueber Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern. — *Sitz. d. k. Ak. der Wissensch. in Wien.* — 22. — *479.* — *1856.*

Bokorny (Th.). — Ueber Aggregation. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — *1889.*

— Eine bemerkenswerte Wirkung oxydierten Eisenvitriolösungen auf lebenden Pflanzellen. — *B. d. bot. Ges.* — *1898.*

— Zur Kenntnis der Cytoplasma. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — *1898.*

Bolles Lee (A.). — La structure des chromosomes et du noyau au repos chez *Paris quadrifolia.* — *La Cellule.* — 28. — *265-300.* — *1913.*

— The chromosomes of *Paris quadrifolia* and the mechanism of their division. — *Quarterly Journ. of micr. Sc.* — 69. — *25 p.* — *1924.*

Bolleter (E.). — *Fegatella* (L.) *corda.* Eine morphologisch-physiologische Monographie. — *Beih. z. bot. Zentralbl.* — 18. — *327-408.* — *1905.*

Bonaventura. — Intorno ai mitocondri nelle cellule vegetali. — *Bull. Soc. Bot. It.* — *1912.*

Bonnet (J.). — Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes. — *Arch. f. Zellforschung.* — 7. — *604.* — *1912.*

— Reproduction sexuée et alternance de générations chez les Algues. — *Progressus Rei Botanicae.* — 5. — *1-129.* — *1914.*

— Sur le groupement par paires des chromosomes dans les noyaux diploïdes. — *Arch. f. Zellforsch.* — 7. — *231-241.* — *1911*

— Sur les fusions nucléaires sans caractères sexuels. — *C. R. Acad. Sc. Paris.* — 152. — *969-972.* — *1911.*

— Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes. — *Arch. f. Zellforsch.* — 7. — *604-722.* — *1912.*

Bonnet (J.) et Viguier. — A propos de l'ergastoplasme. — *Anat. Anz.* — *1911*

Bonnevie (Mlle K.). — Chromosomenstudien. I. Chromosomen von *Ascaris*, *Allium* und *Amphiuma.* Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität. — *Arch. f. Zellforsch.* — 1. — *450-514.* — *1908.*

— Chromosomenstudien. III. Chromatinreifung in *Allium Cepa* (♂). — *Arch. f. Zellforsch.* — 6. — *190-254.* — *1911.*

Bonnier (Gaston) et Leclerc du Sablon. — Cours de Botanique. — *Libr. de l'Enseignement, Paris.*

Bonnier (G.) et Mangin (L.). — Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. — *Ann. Sc. Nat., Bot., Sér. VII.* — 3. — *5.* — *1886.*

— Recherches sur la respiration. — *Ann. Sc. Nat. Bot. : Sér. VI.* — 17. — *210.* — *1884.* — 18. — *293.* — *1884.* — 19. — *217.* — *1884.* — *Sér. VII.* — 2. — *315.* — *1885.* — 3. — *5.* — *1886.*

— La fonction respiratoire chez les Végétaux. — *Ibid. Sér. VII.* — 2. — *365.* — *1885.*

Boresch (K.). — Ueber fädenförmige Gebilde in den Zellen von Moosblättern und Chloroplastenverlagerung bei *Funaria.* — *Zeitschr. f. Bot.* — 6. — *97.* — *1914.*

— Ueber den Eintritt und die emulgierende Wirkung verschiedener Stoffe in Blattzellen von *Fontinalis antipyretica.* — *Bioch. Zeitschr. Berlin.* — 101. — *110.* — *1919.*

Borgert (A.). — Kern- und Zellteilung bei marinen *Ceratium*-Arten. — *Arch. f. Protistenk.* — 20. — *1-47.* — *1910.*

Borodin. — Ueber die Wirkung des Lichtes auf die Entwicklung von *Vaucheria sessilis.* — *Bot. Ztg.* — *497.* — *1878.*

Borovikov. — *Bull. Jard. bot. Saint-Pétersbourg.* — *1913.*

Bose (S. K.). — The question of Golgi bodies in the higher Fungi. — *Ann. of Botany.* — 45. — *303.* — *1931.*

Bottazzi. — Das Cytoplasma und die Körpersäfte. — *in* Winterstein : *Handbuch der vergleichenden Physiologie.* — *1911.*

Bouin (M. et P.). — Sur le développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmiques. — *Arch. anat. micr.* — *1899.*

Bouin (P.). — Eléments d'Histologie. — F. Alcan. — Paris. — *1929.*

Boulet (V.). — Sur la membrane de l'hydroleucite. — *Rev. gén. de Bot.* — 12. — *319-322.* — *1900.*

Bourquelot (E.) et Bridel (M.). — Synthèse des glucosides d'alcools à l'aide de l'émulsine et réversibilité des actions fermentaires. — *Ann. Chim. et Phys.* — 28. — *145.* — *1902.*

Bourquin (H.). — Starch formation in *Zygnema.* — *Bot. Gaz.* — 64. — *426-434.* — *1917.*

Boussingault (J.). — Agronomie, Chimie agricole et Physiologie. — *Paris.* — *2e éd.* — *1862.*

Boveri (Th.). — Ueber partielle Befruchtung. — *Sitz. Ber. d. Ges. f. Morph. und Phys. in München.* — 4. — *64-72.* — *1888.*

— Ergebnisse über die Konstanz der chromatischen Substanz des Zellkerns. — *130 pages.* — *Iena.* — *1904.*

— Zellenstudien. V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. — *Iena Zeitschr. f. Naturwiss.* — 39. — *1905.*

Bowen (R.). — On the nature of mitochondria. — *Nature.* — *1924.*

— Preliminary notes on the structure of plant protoplasma. — *Science.* *1926.*

— Chondriosomes and Golgi apparatus in plant cells. — *Science.* — *1926.*

— A preliminary report on the structural elements of the cytoplasma in plant cells. — *Biol. Bull.* — 53. — *1927.*

— The methods for the demonstration of the Golgi apparatus. — *Anatomical Record.* — *1928.*

— The osmiophilic platelets. — *Zeitsch. f. Zellforschung.* — *1928.*

— Studies on the structure of plant protoplasma. Plastids and pseudochondriom. — *Zeitsch. f. Zellforschung und mikr. Anat.* — 9. — *1-65.* — *1929.*

— Notes on the chondriosome-like bodies in the cytoplasm of *Equisetum.* — *Ann. of Bot.* — 43. — *309.* — *1929.*

— La répartition du plastidome à la mitose chez les cellules du plérome du Ricin. — *La Cellule.* — 39. — *123-156.* — *1929.*

Bragg (W.). — Cellulose in the light of the X-Rays. — *Nature.* — *1930.*

Brandt. — Ueber das Zusammenleben von Algen und Tieren. — *Biol. Centr.* — 1. — *1881-1882.*

Braun (Alex.). — Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. — *Leipzig. 1851.*

Bredov. — Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — *1890.*

Brooks (M.). — Studies on the permeability of living cells. The penetration of certain oxydation-reduction indicator... estimative of the pH of *Valonia.* — *Am. Journ. of Phys.* — *1926.*

Brooks (M.). — Further studies on penetration of methylene blue. — *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.* — *1928.*

Brooks (S. C.). — Composition of the cell sap of *Halicystis ovalis* (Lyn.) Areschoug. — *Proc. of the Soc. for exp. Biol.* — 27. — *409.* — *1930.*

— The accumulation of ions in living cells. A non equilibrium condition. — *Protoplasma.* — 8. — *389.* — *1929.*

Brown (W. H.). — The development of the ascocarp of *Leotia.* — *Bot. Gaz.* — 50. — *443-459.* — *1910.*

— The development of the ascocarp of *Lachnea scutellata.* — *Bot. Gaz.* — 52. — *275-305.* — *1911.*

— The development of *Pyronema confluens* var. *inigneum.* — *Amer. Journ. of Bot.* — 2. — *289-298.* — *1915.*

Brown et Morris. — Recherches sur la germination de quelques Graminées. — *Journ. of the Chem. Society.* — *1890.*

Bruns (E.). — Ueber die Inhaltskörper der Meeresalgen. — *Flora.* — 79. — *159-178.* — *1894.*

Brunswik (H.). — Ueber die Mikrochemie der Chitosanverbindungen. — *Biochem. Zeitschr.* — 113. — *111.* — *1921.*

Burgeff (H.). — Ueber Sexualität, Variabilität und Vererbung bei *Phycomyces nitens.* — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 30. — *679-685.* — *1912.*

— Untersuchungen über... *Phycomyces nitens.* — *Flora.* — 108. — *353-448.* — *1915.*

Burlingame (L. L.). — The sporangium of the Ophioglossales. — *Bot. Gaz.* — 44. — *34-56.* — *1907.*

Buscalioni. — Sui lipoidi nei cloroplasti e cromoplasti. — *Boll. dell. Acad. Gioenia di Sc. nat. in Catania.* — *1912.*

— Sui lipoidi nei plastidi dei fusti. — *Boll. dell. Acad. Gioenia di Sc. nat. in Catania.* — *1912.*

Buscalioni et Bruno. — Sui cloroplasti cromici delle Aloinee. — *Malpighia.* — *1927.*

Buscalioni et Rulla. — Sopra alcuni inclusi delle cellule della cortica secondaria di *Lantana alba.* — *Malpighia.* — *1922.*

Bütschli (O.). — Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. — *Leipzig.* — *1890.*

— Ueber die sogenannten Zentralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. — *Verhandl. des Naturlich. Med. Vereins zu Heidelberg.* — *N. F.* 4. — *535-538.* — *1891.*

— Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. — *Leipzig.* — *1896.*

— Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. — *Leipzig.* — *1898.*

— Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. — *Arch. f. Protist.* — *1902.*

Cajal (S. R.). — Algunas variaciones del apparato reticular de Golgi. — *Trab. Lab. Investig. Biol. Madrid.* — 12. — *1915.*

Caldwell (O. W.). — *Microcycas calocoma.* — *Bot. Gaz.* — 44. — *118-141.* — *1907.*

Calkins (G. N.). — Chromatin-reduction and tetrad-formation in Pteridophytes. — *Bull. Torrey Bot. Club.* — 24. — *101-115.* — *1897.*

Calkins et Cull. — The conjugation of *Paramaecium aurelia* (*caudatum*). — *Arch. f. Protistenk.* — 10. — *1907.*

Camp (G. M. van). — Le rôle du nucléole dans la caryocinèse somatique du *Clivia miniata.* — *La Cellule.* — *34.* — *5-49.* — *1924.*

Carano (E.). — Nuovo contributo alla embriologia delle *Asteraceae.* — *Rendic. Accad. dei Lincei. Atti Ser. V. Sci. Fis. Mat. Nat.* — 28. — *412-414.* — *1919.*

— Nuove ricerche sulla embriologia delle Asteraceae. — *Annali di Botanica.* — 15. — *1-100.* — *1920.*

— Nuovo ricerche sulla embriologia delle Asteraceae. — *Ann. di Bot.* — 16. — *97-196.* — *1921.*

— Osservazioni sul mecanismo di divisione della cellula madre del sacco embrionale nelle piante apogame. — *Rendic. Accad. dei Lincei. Atti Ser. V. Sci. Fis. Mat. Nat.* — 33. — *150-155.* — *1924.*

Carrel (A.). — Die Kultur der Gewebe ausserhalb des Organismus. — *Berl. Klin. Wochenschr.* — 48. — *1364-1367.* — *1911.*

Carrel (A.) et Burrows (M. T.). — Cultivation of adult tissues and organs outside of the body. — *Journ. am. med. Ass.* — 55. — *1379-1381.* — *1910.*

Carruthers (D.). — Contributions to the cytology of *Helvella crispa.* — *Ann. of Bot.* — 25. — *243-252.* — *1911.*

— Somatic mitosis in *Hyacinthus orientalis*, var. *albulus.* — *Arch. f. Zellforsch.* — 15. — *370-376.* — *1921.*

Carter (Miss N.). — The cytology of the Cladophoraceæ. — *Ann. of Bot.* — 33. — *467-478.* — *1919.*

— Studies on the chloroplasts of Desmids. — *Ann. of Botany.* — 34. — *265-285*, *303-320.* — *1920.*

— Freshwater Algae. — *Journ. Linn. Soc. London Bot.* — 46. — *47-68.* — *1922.*

Cassaigne (Mlle Y.). — Origine et évolution du vacuome chez quelques Champignons. — *Rev. gén. Botanique.* — 43. — *140.* — *1931.*

Castetter (E. F.). — Studies on the cytology of *Melilotus alba.* — *Iowa Acad. Sci. Proc.* — 30. — *331.* — *1923.*

— Studies on the comparative cytology of the annual and biennial varieties of *Melilotus alba.* — *Americ. Journ. of Bot.* — 12. — *270-286.* — *1925.*

— Cytological studies in the *Cucurbitaceae.* I. Microsporogenesis in *Cucurbita maxima.* — *Amer. Journ. Bot.* — 13. — *1-10.* — *1926.*

Caullery (M.). — Sur un Amœbien parasite de *Peltogaster curvatus.* — *C. R. Soc. de Biol.* — 41. — *266.* — *1906.*

— Le problème de l'évolution. — *Payot, édit., Paris, 1931.*

Cazalas. — Sur l'évolution du vacuome des *Chara* et *Nitella* dans ses relations avec le mouvement cytoplasmique. — *Le Botaniste.* — 22. — *295.* — *1930.*

Celakovsky (L.). — Ueber den dreifachen Generationswechsel der Pflanzen. — *Sitzungsber. Böhm. Gesell.* — *151-160.* — *1877.*

Cépède (C.). — Recherches sur les Infusoires Astomes. — *Arch. de Zool. exp. et gén.* — 45. — *1910.*

Certes (A.). — De l'emploi des matières colorantes dans l'étude physiologique et histologique des Infusoires vivants. — *C. R. Soc. Biol.* — *1885.*

Chadefaud (M.). — Contribution à l'étude de quelques éléments morphologiques des cellules chez les Algues de mer. — *Le Botaniste.* — *1927.*

CHADEFAUD (M.). — Observations cytologiques sur les Confervacées. — *Bull. Soc. Bot. de Fr. — 1930.*

— Les physodes des Phéophycées et l'instabilité cytoplasmique. — *Bull. Soc. Bot. Fr. — 76. — 1090-1094. — 1929.*

— L'instabilité cytoplasmique chez les Algues. — *Travaux cryptogamiques dédiés à Louis Mangin. — Paris. — 1931.*

— Sur la signification morphologique du stigma des zoospores et des zoogamètes chez les Hétérokontés et les Phéophycées. — *C. R. Ac. Sc.* — 193. — *1030. — 1931.*

— Sur le chondriome des Algues vertes. — *C. R. Ac. Sc.* — 194. — *476. — 1932.*

CHALAUD (G.). — Le cycle évolutif de *Fossombronia pusilla. — Rev. gén. de Bot.* — 41 et 42 (*passim*). — *1928-1929.*

— La spermatogenèse chez *Lunularia cruciata* (L.) Dum. — *Travaux crypt. dédiés à L. Mangin. — 113-126. — 1931.*

CHAMBERLAIN (Ch. J.). — The homology of the blepharoplast. — *Bot. Gaz.* — 26. — *431-435. — 1898.*

— Oogenesis in *Pinus Laricio. — Bot. Gaz.* — 27. — *268-280. — 1899.*

— Mitosis in *Pellia. — Decennial Publ. Univ. of Chicago.* — 10. — *239-345. — 1903.*

— Spermatogenesis in *Dioon edule. — Bot. Gaz.* — 47. — *215-236. — 1909.*

— Fertilization and embryogeny of *Dioon edule. — Bot. Gaz.* — 50. — *415-429. — 1910.*

— *Stangeria paradoxa. — Bot. Gaz.* — 61. — *353-372. — 1916.*

CHAMBERS (R.). — Some physical properties of the cell nucleus. — *Science N. S.* — 40. — *824-827. — 1914.*

— Microdissection studies on the germ cell. — *Ibid.* — 41. — *290-293. — 1915.*

— Microdissection studies. The visible structure of protoplasma and death changes. — *Am. Journ. of Physiology.* — 43. — *1-12. — 1917.*

— The microvivisection method. — *Biol. Bull.* — 34. — *121-136. — 1918.*

— Dissection and injection studies on the *Amœba. — Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.* — 18. — *66. — 1920.*

— The effect of experimentally induced changes in consistence and protoplasmic movement. — *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. — 1921.*

— Studies on the organisation of the Starfish egg. — *Journ. of gen. Physiol.* — 4. — *33-39* et *41-44. — 1921.*

— Apparatus for micro-manipulation and micro-injection. — *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. — 1921.*

— A micromanipulator for the isolation of bacteria and the dissection of cells. — *Journ. of Bacteriology. — 1922.*

— New apparatus and methods for the dissection and injection of living cells. — *An. Record. — 1922.*

— The physical structure of protoplasm as determined by microdissection and injection. — In COWDRY, *General Cytology. — 235-309. — Chicago Univ. Press. — 1924.*

— Etudes de microdissection. Les structures mitochondriales et nucléaires. — *La Cellule.* — 35. — *707-124. — 1925.*

— The nature of the living cell as revealed by micromanipulation. — *In Colloïd Chemistry theoretical and applied.* — 2. — *New-York. — 1928.*

Chambers (R.) et Rényi (G. S.). — The structure of the cells in tissues revealed by microdissection. — *Amer. Journ. Anat.* — 35. — *385-402.* — *1925.*

Chambers (R.) et Pollak. — Micrurgical studies in cell physiology. — *Journ. of gen. Physiol.* — *1927.*

Chambers (R.) et Sands (H. C.). — A dissection of the chromosomes in the pollen mother cells of *Tradescantia virginica.* — *Journ. of gen. Physiol.* — 5. — *815-819.* — *1923.*

Champy (Chr.). — Recherches sur la spermatogenèse des Batraciens et les éléments accessoires du testicule. — *Arch. zool. exp. et gén.* — 52. — *13-304.* — *1913.*

— La dédifférenciation des tissus cultivés en dehors de l'organisme. — *Bibliogr. Anat.* — 23. — *184-205.* — *1913.*

— Réapparition d'une prolifération active dans les tissus différenciés d'Animaux, cultivés en dehors de l'organisme. — *C. R. Soc. de Biol.* — 75. — *532.* — *1913.*

— La présence d'un tissu antagoniste maintient la différenciation d'un tissu cultivé en dehors de l'organisme. — *C. R. Soc. de Biol.* — 76. — *31-32.* — *1914.*

Chatton (Ed.). — *Pleodorina californica* à Banyuls-sur-Mer. Son cycle évolutif et sa signification phylogénique. — *Bull. biol. de la Fr. et de la Belg.* — 49. — *309-331.* — *1910.*

— Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amœbiens. — *Arch. de Zool. exp. et gén.* — 45. — *267-337.* — *1910.*

— Les cnidocystes du Péridinien *Polykrikos Schwartzi*, Bütschli. Structure, fonctionnement, homologies. — *Arch. de Zool. exp. et gén.* — 54. — *157-194.* — *1914-1915.*

— Les Péridiniens parasites. Morphologie. Reproduction. Ethologie. — *Arch. de Zool. exp. et gén.* — 59. — *1-475.* — *1920.*

— Réversion de la scission chez les Ciliés. Réalisation d'individus distomes et polyénergides de *Glaucoma scintillans* se multipliant indéfiniment par scissiparité. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 173. — *393.* — *1921.*

— Sur les connexions flagellaires des éléments flagellés. Centrosomes et mastigosomes. La cinétide, unité cinéto-flagellaire. Cinétides simples et cinétides composées. — *C. R. Soc. de Biol.* — 91. — *577.* — *1924.*

— *Pansporella perplexa*, Amœbien à spores protégées parasite des Daphnies. Réflexions sur la biologie et la phylogénie des Protozoaires. — — *Ann. des Sc. Nat. Zool.* — 8. — *1-85.* — *1925.*

— Study of the Dinoflogellate *Polykrikos Schwartzi*, as a contribution to general Cytology. — *The Collecting Net.* — 5. — *9.* — *1930.*

— Essai d'un schéma de l'énergide d'après une image objective et synthétique : le Dinoflagellé *Polykrikos Schwartzi* Bütschli. — *Archivio zool. italiano.* — 16. — *169-187.* — *1930.*

Chatton (Ed.) et Grassé (P.). — Le chondriome, le vacuome, les vésicules osmiophiles, le parabasal, les trichocystes et les cnidocystes du Dinoflagellé *Polykrikos Schwartzi* Bütschli. — *C. R. Soc. de Biol.* — 100. — *281.* — *1929.*

Chatton (Ed.) et Lwoff (A.). — Un Protéomyxé, *Cinetidomyxa nucleoflagellata* n. g., n. sp., à cinétide intracytoplasmique, et sa multiplication. — *C. R. Soc. de Biol.* — 91. — *584.* — *1924.*

— Sur un Flagellé hypertrophique et palintomique parasite des Infusoires

marins : *Sporomonos infusorium* (n. gen., n. sp.). — *C. R. Soc. de Biol.* — 91. — *186.* — *1924.*

Chatton (Ed.) et Poisson (R.). — Sur l'existence dans le sang des Crabes de Péridiniens parasites. — *C. R. Soc. de Biol.* — 105. — *553.* — *1930.*

Chatton (Ed.) et Weill (R.). — Sur l'appareil flagellaire des Péridiniens et en particulier du *Polykrikos Schwartzi* et ses relations avec l'appareil nucléaire. — *C. R. Soc. de Biol.* — 91. — *580.* — *1924.*

Chaze (J.). — Contribution à l'étude biologique des alcaloïdes du Tabac. — *Ann. Sciences nat. Bot.*, Xe *Sér.* — 14. — *1-116.* — *1932.*

Chemin (E.). — Les cristaux protéiques chez quelques espèces marines du genre *Cladophora*. — *C. R. Acad. Sciences.* — 193. — *742.* — *1931.*

Chevillard (L.). Hamon (F.), Mayer (A.) et Plantefol. (L.). — Action de l'oxygène libre sur la respiration des tissus végétaux aériens. — III. — Echanges gazeux aux tensions d'oxygène décroissantes, respiration, fermentation et oxydations complémentaires. — *Ann. Physiol. et Ph.-Chim. biol.* — 4. — *549.* — *1930.*

Chevillard (L.), Hamon (F.), Mayer (A.) et Plantefol (L.). — Action de l'oxygène libre sur la respiration des tissus végétaux aériens. — I. — Influence de la tension d'oxygène. — *Ibid.* — 6. — *464.* — *1930.*

Chevillard (L.), Mayer (A.) et Plantefol (L.). — Action de l'oxygène sur la respiration des tissus végétaux aériens. — II. — Comparaison entre la respiration et les échanges gazeux en l'absence d'oxygène. — *Ann. Physiol. et Ph.-Chim. biol.* — 6. — *506.* — *1930.*

Chmielewsky (W.). — Ueber Bau und Vermehrung der Pyrenoïden bei einigen Algen. (*en russe* ; analyse *in Bot. Zbl.* — 69. — *277.* — *1897*).

— Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der *Spirogyra*-Arten. — *Bot. Zeitg.* — 48. — *773.* — *1891.*

Chodat (R.). — Sur la transformation des grains de chlorophylle en leucites amylogènes dans le pseudobulbe de *Calanthe Sieboldi*. — *Arch. des Sciences physiques et naturelles.* — *Genève.* — *1890.*

— Contribution à l'étude des plastides. — *Arch. des Sciences physiques et naturelles.* — *Genève.* — *1891.*

— Etudes sur les Conjuguées. 1. Sur la copulation d'une *Spirogyra*. — *Bull. Soc. Bot. de Genève*, 2e *sér.* — 2. — *158.* — *1910.*

— 2. Sur la copulation d'une *Mougeotia*. — *Ibid.* — 6. — *1914.*

— Principes de Botanique. — *Atar, édit., Genève, 1920.*

— La caryocinèse et la réduction chromatique observées sur le vivant. — *C. R. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève.* — 41. — *96-99.* — *1924.*

— Sur la réalité de la chiasmatypie dans la cinèse de maturation de l'*Allium ursinum*. — *Ibid.* — 42. — *4-8.* — *1925.*

— La chiasmatypie et la cinèse de maturation dans l'*Allium ursinum*. — *Bull. Soc. Bot. de Genève.* — *1-30.* — *1925.*

— Sur le mécanisme de la division cellulaire. — *Bull. Soc. Bot. de Genève.* — *50-62.* — *1925.*

Chodat (R.) et Bach. — *C. R. Soc. Phys. et Hist. Nat.* — *Genève.* — *1903.*

Chodat (R.) et Boubier. — Sur la plasmolyse et la membrane plasmatique. — *Journ. de Botanique.* — *1899.*

Chodat (R.) et Rouge. — Sur la localisation des oxydases. — *C. R. Ac. Sc.* — *1922.*

Cholodnyi. — Ueber die Metamorphosen der Plastiden in den Haaren der Wornerblätter von *Salvinia natans*. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — *1923.*

— Ueber Protoplasmaveränderungen bei Plasmolyse. — *Bioch. Zeitsch.* — *1924.*

Choucroun (Mlle N.). — Sur l'hypothèse du rayonnement mitogénétique. — *Ann. de Phys. et de Phys.-Chimie biol.* — 6. — *331-345.* — *1930.*

Christman (A. H.). — The alternation of generations and the morphology of the spore forms in the rusts. — *Bot. Gaz.* — 44. — *81-101.* — *1907.*

Church (G. L.). — Meiotic phenomena in certain Gramineae. I. Festucae, Avenae, etc... — *Bot. Gaz.* — 87. — *608-628.* — *1929.*

Ciaccio (C.). — I lipoidi considerati come costituenti essenziali della cellula. — *Bolletino della Societa di Biologia sperimentale.* — 1. — *1-3.* — *1926.*

Clark (E.). — Notes on the chemical nature of the « tanine masses » in the fruit of the persimmon. — *Biochem. Bull.* — 2. — *412-418.* — *1913.*

Clausen (J). — Increase of chromosome numbers in *Viola* experimentally induced by crossing. — *Hereditas.* — 5. — *29.* — *1924.*

Claussen (P.). — Uber Eientwicklung und Befruchtung bei *Saprolegnia monoica.* — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 26. — *144-161.* — *1908.*

— Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Pyronema confluens.* — *Zeitschr. f. Bot.* — 4. — *1-64.* — *1912.*

Clautriau (G.). — Nature et signification des alcaloïdes des Végétaux. — *Rec. Inst. bot. Leo Errera.* — 5. — *1-87.* — *1902.*

— Recherches microchimiques sur la localisation des alcaloïdes dans le *Papaver somniferum.* — *Rec. Inst. bot. Leo Errera.* — 2. — *237-251.* — *1906.*

— Localisation et signification des alcaloïdes dans quelques graines. — *Rec. Inst. bot. Leo Errera.* — 2. — *265-280.* — *1906.*

Cleland (R. E.). — The cytology and life-history of *Nemalion multifidum* Ag. — *Ann. of Bot.* — 33. — *323-352.* — III *Pl.* — *1919.*

— The reduction divisions in the pollen mother-cells of *Oenothera franciscana.* — *Americ. Journ. of Bot.* — 9. — *391-413.* — *1922.*

— Meiosis in the pollen mother-cells of *Oenothera franciscana sulfurea.* — *Bot. Gaz.* — 77. — *149-170.* — *1924.*

— Chromosome behavior during meiosis in the pollen mother cells of certain Oenotheras. — *The Americ. natur.* — 59. — *475-479.* — *1925.*

— Cytological study of meiosis in anthers of *Oenothera muricata.* — *The bot. Gaz.* — 82. — *55-70.* — *1926.*

— Meiosis in the pollen mother-cells of *Oenothera biennis* and *Oenothera biennis sulfurea.* — *Genetics.* — 11. — *127-162.* — *1926.*

— The genetics of Oenothera in relation to chromosome behavior, with special reference to certain hybrids. — *Verhandl. d. V int. Kongr. f. Vererb. Wiss.* — *554-567.* — *Berlin.* — *1927.*

— Chromosome behavior in the pollen mother cells of several strains of *Oenothera Lamarckiana.* — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre.* — *51.* — *126-145.* — *1929.*

— Meiosis in the pollen mother cells of the Oenotheras, and its probable bearing upon certain genetical problems. — *Proceed. of the Int. Congr. of Pl. Sc.* — 1. — *317-331.* — *1929.*

Cleland (R. E.) et Oehlkers (Fr.). — New evidence bearing upon the problem of the cytological basis for genetical peculiarities in *Oenothera.* — *Americ. Natur.* — 63. — *497-510.* — *1929.*

Clément (H.). — Contribution à l'étude de la centrifugation expérimentale en biologie. — *Thèse doctorat ès sciences. — Lyon. — 1917.*

Coker (W. C.). — On the gametophyte and embryo of *Taxodium*. — *Bot. Gaz.* — 36. — *127. — 1903.*

Colin (H.). — La saccharose dans la Betterave, formation et disparition. — *Rev. gén. de Bot.* — 28. — *289, 321, 368. — 1916.*

— L'inuline chez les Végétaux. Genèse et transformation. *Rev. gén. de Bot.* — 31. — *75-129. — 1919.*

— De la matière à la vie. — *Beauchesne, Edit., Paris, 1927.*

— Les diastases I. Les hydrolases. — *G. Doin, édit., Paris, 1931.*

Colin (H.) et Belval (H.). — Sur les prétendues dextrines de réserve des Monocotylédones. — *C. R. Ac. Sc.* — 176. — *1493 — 1923.*

Colin (H.) et Franquet (R.). — La genèse de l'amidon dans la pomme de terre. — *Bull. Soc. Bot. Fr.* — 74. — *451-458. — 1927.*

— La genèse de l'amidon dans le Haricot. — *C. R. Ac. Sc.* — 187. — *309. — 1928.*

Colin et Neyron de Méons (Ch.). — Sur l'inuline des Asphodèles. — *C. R. Ac. Sc.* — 185. — *1604. — 1927.*

Collins (J. L.) et Mann (M. C.). — Interspecific hybrids in *Crepis*. II. A preliminary report on the results of hybridizing *Crepis setosa* Hall. with *C. Capillaris* (L.) Walbr. and with *C. biennis* L. — *Genetics. — 8. — 212-232. — 1923.*

Combes (R.). — Recherches microchimiques sur les pigments anthocyaniques. — *Assoc. fr. avanc. des Sc. — Dijon. — 1911.*

— Production expérimentale d'une anthocyane identique à celle qui se forme dans les feuilles rouges en automne, en partant d'un composé extrait des feuilles vertes. — *C. R. Ac. Sc. — 1913.*

— Passage d'un pigment anthocyanique extrait des feuilles d'automne en pigment jaune contenu dans les feuilles vertes de la même plante. — *C. R. Ac. Sc. — 1913.*

— Sur la présence dans les feuilles et les fleurs ne formant pas d'anthocyane de pigments jaunes pouvant être transformés en anthocyane. — *C. R. Ac. Sc. — 1914.*

— Recherches biochimiques expérimentales sur le rôle physiologique des glucosides chez les Végétaux. — *Rev. gén. bot. — 1917-1928.*

— La vie de la cellule végétale. — A. Colin, éd. — *1927* et *1928.*

— Pigmentation végétale et pigmentation animale. — A. Legrand. — *Paris. — 1928.*

Conrad (W.). — Observations sur *Eudorina elegans* Ehrenbg. — *Rec. Instit. bot. Leo Errera.* — 9. — *521-346. — 1913.*

Correns (C.). — Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. — *Handbuch d. Vererbungswiss. — Gebr. Borntraeger, Berlin, 1928.*

Corsini. — Ueber die sogenannten « Schwefelkörnchen », die man bei der Familie der *Beggiatoa* auftritt. — *Centr. f. Bakt. — 1905.*

Corti (A.). — Studi di morphologia cellulare. Lacunoma, apparato interno de Golgi (Trofospongia), Chondrioma, Idiosoma. — *Ricerche di morfologia.* — 4. — *315-422. — 1924.*

— Le lacunome révèle les premières modifications structurales des cellules

absorbantes de l'intestin, au cours de leur fonctionnement. — *Bull. Hist. appl. à la Physiologie. — 1926.*

Coulter (J. M.) et Chamberlain (Ch. J.). — The embryogeny of *Zamia*. — *Bot. Gaz. — 35. — 184-194. — 1903.*

— Morphology of Gymnosperms. — *Chicago University Press, 1926.*

Courchet. — Recherches sur les chromoleucites. — *Ann. Sc. natur. Bot. — 1888.*

Cowdry (E. V.). — The vital staining of mitochondria with Janus green and diäthylsafranin in inner blood cells. — *Intern. Monatschr. Anat. u. Physiol. — 1914.*

— La signification de l'appareil réticulaire interne de Golgi en physiologie cellulaire. — *Bull. Hist. appl. à la physiologie. — 1924.*

— General Cytology. — *Chicago Univ. Press. — 1925.*

— Special Cytology. — *New-York. Höber. — 1928.*

Cowdry (E. V.) et Olitsky. — The independance of mitochondria and the *Bacillus radicicola* in root nodule. — *Am. Journ. of Anatomy. — 31. — 1923.*

Cowdry (E. V.) et Scott. — An experimental study of the relation between granules stainable with neutral red and the Golgi apparatus in nerve cells. — *The Wistar Institute Press, Philadelphia. — 1928.*

— Etudes cytologiques sur le paludisme. Mitochondries, granules colorables au rouge neutre et appareil de Golgi. — *Arch. Inst. Pasteur. — Tunis. — 1928.*

Cowdry (N. H.). — A comparaison of mitochondria in plant. — *Biol. Bull. — 1917.*

— Experimental studies on mitochondria in plant. — *Biol. Bull. — 1917.*

— Chondriosomes in Myxomycetes. — *Biol. Bull. — 1918.*

Cracium (Em. C.). — La culture des tissus en biologie expérimentale. — *Masson et Cie, Paris, 1931.*

Cramer. — In Dr M. Müller's : *Chem. physiol. Beschreibung d. Thsrmen von Baden u. der Schweiz. — 1870.*

Crato (E.). — Beitrag zur Kenntnis der Protoplasmastruktur. — *Ber. d. d. bot. Ges. — 10. — 451. — 1892.*

— Die Physode, ein Organ des Zellenleibes. — *Ber. d. d. bot. Ges. — 10. — 1892.*

— Ueber die Hansteen schen Fucosankörner. — *Ber. d. d. bot. Ges. — 11. — 235. — 1893.*

— Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus. — *Cohn's Beiträge z. Biologie der Pflanzen. — 7. — 407. — 1896.*

Cugnac (A. de). — Recherches sur les glucides des Graminées. — *Ann. des Sc. Nat. Bot., Xe Sér. — 13. — 1-130. — 1931.*

Cunha (Gonçalves da). — La méthode des imprégnations argentiques dans l'étude des graines pendant la germination. — *C. R. Soc. Biol. — 1928.*

— Observations cytologiques sur la germination des graines : vacuome et appareil de Golgi. — *C. R. Soc. Biol. — 1928.*

— Coloration du vacuome dans les cellules des graines germées. — *C. R. Soc. Biol. — 1928.*

— Nouvelles observations sur la germination des graines. — *C. R. Soc. Biol. — 1928.*

Czapek (F.). — Biochemie der Pflanzen. — *Fischer. — Iena. — 1905.*

Czapek (F.). — Zur Kenntnis der silberreduzierenden Zellsubstanzen in Laubblättern. — *B. d. d. bot. Ges.* — *1920.*

Czurda (V.). — Zur Frage der Nukleoluslösigkeit bei *Spirogyra.* — *Arch. f. Protistenk.* — *44.* — *346-374.* — *1922.*

— Morphologie und Physiologie der Algenstärkekörner. — *Beitr. z. bot. Centr.* — *45.* — *97-270.* — *1929.*

Dahlgren (K. V. O.). — Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. — *Kungl. Svensk. Vetenskapsak. Handl.* — 56. — *1-80.* — *1916.*

Dangeard (P. A.). — Les noyaux d'une Cyanophycée. — *Le Botaniste.* — *1892.*

— Mémoire sur les Chlamydononadinées ou l'histoire d'une cellule. — *Le Botaniste.* — 6. — *65-290.* — *1898.*

— Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions. Le *Polytoma uvella.* — *Le Botaniste.* — 8. — *1-58.* — *1901.*

— Recherches sur les Eugléniens. — *Le Botaniste.* — 8. — *97-357.* — *1902.*

— La fécondation nucléaire chez les Mucorinées. — *C. R. Acad. Sc.* — 142. — *645.* — *1906.*

— Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. — *Le Botaniste.* — 9. — *59-303.* — *1906.*

— Nouvelles considérations sur la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs. — *Le Botaniste.* — 9. — *35-46.* — *1906.*

— L'origine du périthèce chez les Ascomycètes. — *Le Botaniste.* — 10. — *1-385.* — *1907.*

— Sur les phénomènes de fécondation chez les *Zygnema.* — *C. R. Ac. des Sc.* — 148. — *1406.* — *1909.*

— Note sur la structure d'une Bactérie : le *Chromatium Okenii.* — *Bull. Soc. Bot. Fr.* — *1909.*

— Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs — *Le Botaniste.* — 11. — *1-311.* — *1910.*

— Note sur un cas d'autochromatisme nucléaire. — *Bull. Soc. bot. Fr.* — *1910.*

— Sur la conjugaison des Infusoires Ciliés. — *C. R. Ac. d. Sc.* — *1910.*

— Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs. — *Le Botaniste.* — *1910.*

— Sur les corpuscules métachromatiques des Levures. — *Bull. Soc. mycol. Fr.* — *1916.*

— La métachromatine des Mucorinées. — *Bull. Soc. mycol. Fr.* — *1916.*

— Le chondriome des *Saprolegnia*, sa nature et son rôle. — *Bull. Soc. mycol. Fr.* — *1916.*

— Nouvelles recherches sur le système vacuolaire. — *Bull. Soc. bot. Fr.* — *1916.*

— La nature et le rôle du chondriome. — *C. R. Ac. Sc.* — *1918.*

— Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome. — *C. R. Ac. Sc.* — *1919.*

— Vacuome, plastidome et sphérome chez *Asparagus verticillatus.* — *C. R. Ac. Sc.* — *1920.*

— Vacuome, plastidome et sphérome chez *Selaginella Kraussiana.* — *C. R. As. Sc.* — *1920.*

— La structure de la cellule végétale. — *C. R. Ac. Sc.* — *1920.*

— Sur la structure des cellules d'Iris. — *C. R. Ac. Sc.* — *1922.*

DANGEARD (P. A.). — Sur la reproduction sexuelle chez le *Marchantia polymorpha* dans ses rapports avec la structure cellulaire. — *C. R. Ac. Sc.* — *1924.*

— La structure des *Vaucheria* dans ses rapports avec la terminologie des éléments cellulaires. — *La Cellule.* — *1925.*

— Recherches sur les tubercules radicaux des Légumineuses. — *Le Botaniste.* — *1926.*

— Mémoire sur la terminologie des éléments cellulaires et son application dans l'étude des Champignons. — *Le Botaniste.* — 12. — *325.* — *1931.*

— Note sur la formation des granules chromatiques dans le cytoplasme de quelques Algues sous l'influence des colorants vitaux et en particulier du rouge neutre. — *Le Botaniste.* — 24. — *177.* — *1932.*

DANGEARD (P. A.) et DANGEARD (Pierre). — Sur la vitalité des feuilles d'*Aucuba* conservées dans le vide. — *C. R. Ac. Sc.* — *1923.*

— Recherches sur le vacuome des Algues inférieures. — *C. R. Ac. Sc.* — *1924.*

DANGEARD (P. A.). et KIN CHOU-TSANG. — Recherches sur les formations cellulaires contenues dans le cytoplasme des Péronosporacées. — *C. R. Ac. Sc.* — *1926.*

DANGEARD (Pierre). — Etudes de Biologie cellulaire : évolution du système vacuolaire chez les Végétaux. — *Le Botaniste.* — *1923.*

— Sur l'origine des vacuoles et de l'anthocyane dans les feuilles de Rosier. — *Bull. Soc. bot. Fr.* — *1923.*

— Coloration vitale de l'appareil vacuolaire chez les Péridiniens. — *C. R. Ac. Sc.* — *1923.*

— Remarques sur l'état du cytoplasme *in vivo* dans l'albumen de Ricin à l'état de vie ralentie. — *Bull. Soc. Bot. Fr.* — *1923.*

— Le vacuome chez les Eugléniens. — *Bull. Soc. Bot. Fr.* — *1924.*

— Nouvelles remarques sur la cytologie de l'albumen du Ricin. — *Arch. anat. micr.* — *1924.*

— Quelques remarques nouvelles sur le cytoplasme des Spirogyres. — *Rev. Algol.* — 1. — *422-426.* — *1924.*

— Plastes et cytosomes chez *Fontinalis antipyretica.* — *Bull. Soc. Bot. Fr.* — *1925.*

— Observations cytologiques sur les poils foliaires à forme de paraphyses des Polytrics. — *Bull. Soc. Bot. Fr.* — *1923.*

— Sur l'origine des vacuoles. — *Le Botaniste.* — *1926.*

— Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra.* — *Le Botaniste.* — 18. — *1.* — *1927.*

— Contribution à la connaissance du cycle de l'iode chez des Algues marines. *Le Botaniste.* — *1928.*

— Observations vitales sur le protoplasme des Algues. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 190. — *1576.* — *1930.*

— A propos de quelques travaux récents sur les grains de fucosane des Phéophycées. — *Bull. Soc. bot. Fr.* — 77. — *369-374.* — *1930.*

— Sur l'existence de deux variétés de *Spirogyra fluviatilis.* — *Le Botaniste.* — *1930.*

— Le mouvement cytoplasmique et les cytosomes chez les Diatomées. — *Ann. Protist.* — 3. — *295-297.* — *1930.*

— Le vacuome des Algues et sa transmission par les zoospores. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 194. — *1319.* — *1932.*

DARBISHIRE (O. V.). — Ueber die Apothecienentwicklung der Flechte *Physcia pulverulenta*. — *Jahrb. wiss. Bot.* — 34. — *329-345.* — *1900.*

DARLING (Ch. A.). — Mitosis in living cells. — *Bull. of the Torrey bot. club.* — 36. — *1912.*

— Chromosome behaviour in *Acer platanoides* L. — *Americ. Journ. of Bot.* — 10. — *450-456.* — *1923.*

DARLINGTON (C. D.). — Chromosome studies in the Scilleae. — *Journ. of Genet.* — 16. — *237-251.* — *1926.*

— Ring-formation in *Oenothera* and other genera. — *Journ. of Genetics.* — 20. — *345-363.* — *1929.*

— Chromosome behavior and structural hybridity in the Tradescantiae. — *Journ. of Genetics.* — 21. — *207-286.* — *1929.*

DARLINGTON (C. D.) and MOFFETT (A. A.). — Primary and secondary chromosome balance in *Pyrus*. — *Journ. of Genetics.* — 22. — *129-151.* — *1930.*

DARWIN (Ch.). — Les Plantes insectivores. — *Paris.* — *Reinwald.* — *1877.*

DARWIN (Fr.). — On the process of aggregation in the tentacles of *Drosera rotundifolia*. — *Quat. Journ. micr. Sc.* — *1876.*

— Ueber die aggregation in protoplasma von *Drosera rotundifolia*. — *Bot. Zeitung.* — *1886.*

DASTRE (A.). — L'osmose. — *Traité de Physique biologique.* — 1. — *466.* — *1901.*

— La vie et la mort. — *Flammarion.* — *1910.*

DAVIS (B. M.). — Kerntheilung in der Tetrasporenmutterzelle bei *Corallina officinalis* L. var. *mediterranea*. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 16. — *266-272.* — *1898.*

— The fertilization of *Albugo candida*. — *Bot. Gaz.* — 29. — *297-311.* — *1900.*

— Nuclear studies in *Pellia*. — *Ann. of Bot.* — 15. — *147-180.* — *1901.*

— Oogenesis in *Saprolegnia*. — *Bot. Gaz.* — 35. — *233-249* ; *320-349.* — *1903.*

— Spore formation in *Derbesia*. — *Ann. of Bot.* — 22. — *1-20.* — *1908.*

— Cytological studies on *Oenothera*. I. Pollen development of *Oe. grandiflora*. — *Ann. of Bot.* — 23. — *551-571.* — *1909.*

— Cytological studies on *Oenothera*. II. — The reduction divisions of *Oe. biennis*. — *Ann. of Bot.* — 24. — *631-651.* — *1910.*

— Cytological studies on *Oenothera*. III. A comparison of reduction divisions of *Oenothera Lamarckiana* and *Oe. gigas*. — *Ann. of Bot.* — 25. — *941-974.* — *1911.*

DAVIS (B. M.) et KULKARNI (C. G.). — The cytology and genetics of a haploid sport from *Oenothera franciscana*. — *Genetics.* — 15. — *55-80.* — *1930.*

DEBAISIEUX (P.). — Recherches sur les Coccidies. — *La Cellule.* — *1910.*

DEBSKI (B.). — Beobachtungen über Kerntheilung bei *Chara fragilis*. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 30. — *227-248.* — *1897.*

DEFER. — Sur les « grains de fucosane » des Phéophycées. — *Bull. Soc. Bot. Fr.* — *1930.*

DEGEN. — Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasma. — *Bot. Zeitung.* — *1905.*

DEHORNE (A.). — Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* Laur. et chez *Allium Cepa* L. — *Arch. f. Zellforsch.* — 6. — *613-639.* — *1911.*

— Contribution à l'étude comparée de l'appareil nucléaire des Infusoires

ciliés, des Euglènes et des Cyanophycées. — *Arch. de Zool. exp. et gén.* — 60. — *47-176.* — *1920-1922.*

Delage (Y.). — La structure du protoplasme et les théories de l'hérédité. — *1894.*

— Etudes sur la mérogonie. — *Arch. de zool. expérim. et gén.* — 7. — *383.* — *1899.*

Delaunay (L.). — Etude comparée caryologique de quelques espèces du genre *Muscari* Mill. — *Mém. Soc. Natur. Kiew.* — 25. — *33-62.* — *1915.*

— Vergleichende Untersuchungen einiger *Muscari* Mill. und *Bellevalia* Lapeyr-Arten. — *Moniteur jard. Bot. Tiflis.* — 2. — *1-32.* — *1922-1923.*

— Phylogenetische Chromosomen-Kürzung. — *Zeitschr. f. Zellforsch. u. Mikr. Anat.* — 4. — *338-364.* — *1926.*

— Kern und Art. Typische Chromosomenformen. — *Planta.* — 7. — *100-112.* — *1929.*

Déléano (N. T.). — Studien über den Atmungsstoffwechsel abgeschnittener Laubblätter. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 51. — *541.* — *1912.*

Delitsch (E.). — Zur Entwicklungsgeschichte der coprophilen Ascomyceten *Lasiobolus pulcherrimus* Crouan, *Humaria anceps* Rehm. var. *aurantiaca*, nov. var., *Sporormia leporina* Niessl. — *Inaug. Dissert.* — *Leipzig.* — *39 p.* — *1926.*

Della Valle (P.). — L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi. — *Arch. Zool. ital.* — 4. — *1-177.* — *1909.*

— Le analogie fisico-chimiche della formazione e della dissoluzione dei cromosomi. — *Monit. Zool. ital.* — 20. — *265-268.* — *1910.*

— La morphologia della cromatina del punto di vista fisico. — *Arch. Zool. ital.* — 6. — *37-321.* — *1912.*

Denniston (R. H.). — The individuality of the chromosomes in the somatic cells of *Gentiana procera.* — *Science.* — 37. — *383-384.* — *1913.*

Derschau (M. von). — Ueber Kernbrücken und Kernsubstanz in pflanzlichen Zellen. — *Arch. für Zellf.* — 7. — *424-446.* — *1911.*

— Zum Chromatin-dualismus der Pflanzenzellen. — *Arch. f. Zellforsch.* — 12. — *220-240.* — *1914.*

Derx (H. G.). — L'hétérothallie dans le genre *Penicillium.* — *Bull. Soc. Myc. de Fr.* — 41. — *375-381.* — *1925.*

— Heterothallism in the genus *Penicillium.* — *Transact. Brit. Mycol. Soc.* — *108-112.* — *1926.*

Devaux (H.). — Sur la nature de la lamelle moyenne dans les tissus mous. — *Mém. Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux.* — 3. — *1-32.* — *1903.*

— La structure moléculaire de la cellule et des tissus vivants. — *Bull. Soc. fr. de Phys., 6e Série.* — 9. — *1928.*

— La structure moléculaire de la cellule végétale. — *Bull. Soc. Bot. de Fr.* — 75. — *88-97.* — *1928.*

— Les affinités cellulaires. — *Bull. Soc. Bot. Fr.* — 77. — *144-159.* — *1930.*

— Le lien entre l'organisation et l'activité vitale. Rôle des membranes plasmiques. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 190. — *1241.* — *1930.*

Devisé (R.). — La figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microsporocytes du *Larix europea.* — *La Cellule.* — 32. — *249-307.* — *1922.*

Digby (Miss L.). — On the cytology of apogamy and apospory. II. Preliminary note on apospory. — *Proc. Roy. Soc. London. Series B.* — 76. — *463-467.* — *1905.*

DIGBY (Miss L.). — The somatic, premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Galtonia candicans*. — *Ann. of Bot.* — 24. — *727-757*- — *1910*.

— The cytology of *Primula Kewensis* and other related *Primula* hybrids. — *Ann. of Bot.* — 26. — *357-388*. — *1912*.

— A critical study of cytology of *Crepis virens*. — *Arch. f. Zellsforsch.* — 12. — *97-146*. — *1914*.

— On the archesporial and meiotic mitoses of *Osmunda*. — *Ann. of Bot.* — 33. — *135-172*. — *1919*.

DITTSCHLAG (E.). — Zur Kenntniss der Kernverhältnisse von *Puccinia Falcariae*. — *Zentralbl. f. Bakteriol.* — II^te *Abt.* — 28. — *473-492*. — *1910*.

DOBELL. — Contribution to the cytology of the Bacteria. — *Quart. Journ. of Micr. Sc.* — *1911*.

DODGE (B. O.). — The morphological relationship of the Florideae and the Ascomycetes. — *Bull. Torrey Bot. Club.* — 41. — *157-202*. — *1914*.

— The life-history of *Ascobolus magnificus*. Origin of the ascocarp of three strains. — *Mycologia*. — 12. — *115-134*. — II *Pl*. — *1920*.

— Organization of the telial sorus in the Pine-rust, *Gallowaya pinicola*. — *Journ. of Agricult. Res.* — 31. — *641-651*. — *1925*.

DOGNON (A.). — Précis de Chimie physique biologique et médicale. — *Masson, éd.* — *1929*.

DOMBRAY (P.). — Contribution à l'étude des corps oléiformes des Hépatiques des environs de Nancy. — *Thèse doctorat ès-sciences*. — *Sorbonne*. — *1926*.

DOMBROVICEANU et RAPKINE. — Sur le pH intérieur de certains éléments du liquide de *Sipunculus nudus*. — *C. R. Soc. biol.* — *1925*.

DOP (P). — Recherches sur le rôle de différenciations cytoplasmiques de l'albumen de *Veronica persica* dans la formation de la cellulose. — *Rev. gén. de Bot.* — *1914*.

DRABBLE et NIERENSTEIN. — On the role of phenols, tannic acids and oxybenzoïc acids in cork formation. — *Biochem. Journ.* — *96-102*. — *1906*.

DREW (A. H.). — Preliminary test on the Holmgren of the Golgi apparatus in Plants. — *Journ. of the Royal micr. Society*. — *295-297*. — *1920*.

DUBOSCQ (O.) et GRASSÉ (P. P).. — L'appareil parabasal des Flagellés et sa signification. — *C. R. Ac. des Sc.* — 180. — *477*. — *1925*.

— Flagellés et Schizophytes de *Calotermes* (*Glyptotermes*) *iridipennis* Frogg. — *Arch. de Zool. exp. et gén.* — 66. — *451-496*. — *1927*.

— Notes sur les Protistes parasites des Termites de France. V. Les *Spirotrichonypha* et leur évolution. — *Arch. de Zool. exp. et gén.* — 67. — *159-178*. — *1928*.

— L'appareil parabasal et les constituants cytoplasmiques des Zooflagellés. — *C. R. Ac. des Sc.* — 193. — *604*. — *1931*.

DUCELLIER. — Notes sur le pyrénoïde dans le genre *Cosmarium*. — *Bull. Soc. Bot. Genève*. — *1917*.

DUCLAUX (J.). — La Chimie de la matière vivante. — *Paris*. — *1910*.

— Les colloïdes. — *Gauthier-Villars*. — *Paris*. — *1910*.

DUESBERG (J.). — Plastosomen, apparato reticolare interno und Chromidialapparat. — *Ergebnisse d. Anat. u. Entw.* — 20. — *567-916*. — *1911*.

— Chondriosomes et Bactéries des Légumineuses. — *C. R. Ass. Anat.* — *1923*.

DUESBERG (J.) et HOVEN (H.). — Observations sur la structure protoplasmique des cellules végétales. — *Anat. Anzeiger*. — *1910*.

Dufrénoy (J.). — Dégénérescence graisseuse et dégénérescence essentielle. — *C. R. Soc. biol. — 1918.*

— La cytologie de *Blepharospora cambivora*. — *C. R. Soc. Biol. — 1926.*

— Les hadromycoses. — *Annales des épiphyties. — 1927.*

— Observations sur les modifications pathologiques de la forme des vacuoles des cellules végétales. — *Annales des épiphyties. — 1928.*

— Introduction à l'étude cytologique des plantes affectées par les maladies à virus. — *Annales des épiphyties. — 1928.*

— Le vacuome des cellules de la Canne à sucre affectée de mosaïque. — *C. R. Soc. biol. — 1928.*

— Modifications cytologiques dans les poils de *Drosera rotundifolia*. — *Rev. g. bot. — 1929.*

— Réactions des cellules à la pénétration des suçoirs. — *Phytopathologische Zeitschrift. — 1929.*

— La mosaïque du Blé. — *Boll. della R. Stag. di Pat. veget. di Roma. — 1929.*

— Etudes cytologiques relatives à la résistance des plantes aux maladies. — *Problèmes agricoles. — 1929.*

— Les modifications pathologiques de la structure des cellules végétales. — *Ann. Inst. nat. agronomique. — 1930.*

Dujardin (E.). — Recherches sur les organismes inférieurs. — *Ann. Sc. nat. zool. — 4. — 1835.*

Dunihme (F. W.). — The vacuome and the neutral red reaction in *Paramecium caudatum*. — *Arch. f. Protist. — 57. — 276. — 1931.*

Dupler (A. W.). — The gametophytes of *Taxus canadensis*. — *Bot. Gaz. — 64. — 115-136. — 1917.*

Edson (H. A.). — *Rhœosporangium Aphanidermatus*, a new genus and species of fungus parasitic on sugar-beets and radishes. — *Journ. of agric. Res. — 4. — 279-293. — 1915.*

Eftimiou (Mlle Panca). — Sur l'*Exoascus deformans*. — *C. R. Acad. des Sc. — 181. — 1925.*

Eichhorn (A.). — La mesure du pH cytoplasmique des Végétaux ; les méthodes ; les résultats. — *Bull. Hist. appl. à la physiologie. — 4. — 193. 1927.*

— Action des colorants vitaux sur la croissance des racines. — *C. R. Soc. Biol. — 103. — 174. — 1930.*

— Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes et les Gymnospermes. — *Archives de Botanique. — 5. — 1-100. — 1931.*

Eichhorn (A.) et Franquet (R.). — Sur la caryocinèse de *Bolbostemma paniculatum* Franquet et de *Thladiantha dubia* Bunge, Cucurbitacées cultivées au Museum. — *Bull. du Mus., 2e Sér. — 3. — 342-348. — 1931.*

— La mitose somatique des Cucurbitacées. Contribution à la connaissance des noyaux porteurs de prochromosomes. — *Arch. du Museum, 6e Sér. — 209. — 1931.*

Eisen (G.). — The chromoplast and chromioles. — *Biol. Centralbl. — 19. — 129-135. — 1889.*

Emberger (L.). — Evolution du chondriome pendant la formation des sporanges chez les Fougères. — *C. R. Ac. Sc. — 170. — 469. — 1920.*

— Sur l'évolution du chondriome dans la racine des Fougères. — *C. R. Ac. Sc. — 170. — 1920.*

EMBERGER (L.). — Etude cytologique de la Sélaginelle. — *C. R. Ac. Sc.* — 170. — *1920.*

— Etude cytologique des organes sexuels des Fougères. — *C. R. As. Sc.* — 171. — *1920.*

— Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes. *Arch. Morph. gén. et exp.* — *1921.*

— Contribution à l'étude cytologique du sporange chez les Fougères. — *C. R. Ac. Sc.* — *1921.*

— Evolution des plastes dans le règne végétal. — *Revue scientifique.* — 60. — *46.* — *1922.*

— Sur l'évolution des plastides chez les Végétaux (Equisétacées). — *C. R. Ass. fr. Av. Sc.* — *1922.*

— Nouvelle contribution à l'étude des Sélaginelles. — *C. R. Soc. Biol.* — *1923.*

— Recherches sur le protoplasme des Lycopodinées. — *Arch. anat. micr.* — 19. — *309.* — *1923.*

— Observations cytologiques sur le bulbe de *Lilium candidum.* — *C. R. Ac. Sc.* — 179. — *344.* — *1925.*

— Contribution à l'étude de la formation des plastes chez les végétaux. — *C. R. Ac. Sc.* — *1925.*

— La genèse de l'amidon dans le tubercule de *Ficaria ranunculoides.* — *Assoc. des Anatomistes.* — *Turin.* — *1925.*

— Sur la réversibilité des plastes chez les végétaux. — *C. R. Ac. Sc.* — *1925.*

— Les mitochondries sont-elles des catalyseurs ? — *Rev. Hist. appl. à la Physiol.* — *1925.*

— Nouvelles recherches sur le chondriome de la cellule végétale. — *Rev. gén. bot.* — 39. — *1927.*

— Sur un mémoire récent de Cytologie végétale. — *Arch. de Bot.* — 3. *65.* — *1929.*

— La valeur morphologique des plastes des végétaux. — *Arch. anat. micr.* — 25. — *126.* — *1929.*

EMERSON (R. A.). — Genetic evidence of aberrant chromosome behaviour in maize endosperm. — *Amer. Journ. of Bot.* — 8. — *411-424.* — *1921.*

EMERSON (S. H.). — The absence of chromosome pairing during meiosis in *Oenothera biennis.* — *Papers Mich. Acad. Sc. Arts, Let.* — 4. — *111-114.* — *1924.*

— Chromosome configuration in a dwarf segregate from *Oenothera franciscana sulfurea.* — *Papers Mich. Acad. Sc. Arts, Let.* — 9. — *117-120.* — *1928.*

— The reduction division in a haploid *Oenothera.* — *La Cellule.* — 39. — *159-165.* — *1929.*

ENGELMANN (Th. W.). — Neue Methode zur Untersuchungen der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und thierischer Organismen. — *Bot. Ztg.* — *1881.*

— Farbe und Assimilation. — *Bot. Ztg.* — 41. — *1.* — *1883.*

ENTZ (Géza). — Ueber die mitotische Teilung von *Polytoma uvella.* — *Arch. f. Protistenk.* — 38. — *324-354.* — *1918.*

— Ueber die mitotische Teilung von *Ceratium hirundinella.* — *Arch. f. Protistenk.* — 43. — *416-430.* — *1921.*

ERDMANN (R.). — Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der

Haumelsarkosporidie in der Maus. — *Centr. f. Bak.* — 58. — *510.* — *1910.*

Ernst (A.). — Chromosomen Reduktion. Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* L. und *Trillium grandiflorum* Salisb. — *Flora.* — 91. — *1-46.* — *1902.*

— Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. — *665 p.* — *G. Fischer, Iena, 1918.*

Ernst (A.) et Bernard (Ch.). — Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. XII. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von *Burmannia cœlestis* Donn. — *Ann. jard. Bot. Buitenzorg.* — *Sér. II*, 26. — *234-253.* — *1912.*

Ernst (A.) et Schmid (E.). — Ueber Blüte und Frucht von *Rafflesia.* Morphologisch-biologische Beobachtungen und entwicklungsgeschichlichzytologische Untersuchungen. — *Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg.* — 27. — *1-58.* — *1913.*

Errera (L.). — Sur la Myriotonie comme unité dans les mesures osmotiques — *Rec. Inst. Bot. Univ. Brux.* — 5. — *193.* — *1902.*

— L'épiplasme des Ascomycètes et le glycogène des Végétaux. — *Thèse Univ. Bruxelles.* — *1882* (*Bull. Univ. Bruxelles, 1900*).

— Sur la distinction microchimique des alcaloïdes et des matières protéiques *Inst. Bot. Bruxelles.* — 11. — *189-227.* — *1886.*

— Some general results of the localisation of alcaloïds in plants. — *1906.*

— Dessins relatifs au glycogène et au paraglycogène. — *Recueil Institut Bot. Bruxelles.* — *1909.*

Errera, Maistriau et Clautriau. — Premières recherches sur la localisation et la signification des alcaloïdes des plantes. — *Recueil Inst. Bot. Errera.* — 2. — *147-183.* — *1906.*

Escoyez (E.). — Blépharoplaste et centrosome dans le *Marchantia polymorpha.* — *La Cellule.* — 24. — *247-256.* — *1907.*

— Caryocinèse, centrosome et kinoplasma dans le *Stypocaulon scoparium.* — *La Cellule.* — 25. — *179-203.* — *1909.*

Everest. — The production of Anthocyanins and Anthocyanidins. — *Proc. Royal. Soc. London.* — *1914-1918.*

Falkenberg (P.). — Die Befruchtung und der Generationswechsel von *Cutleria.* — *Mitt. Zool. Station Neapel.* — 1. — *420-447.* — *1879.*

— Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel... etc... — *Fauna u. Flora des Golfes von Neapel.* — *26e Monogr.* — *Berlin, 1901.*

Famin (A.). — L'action de la température sur le chondriome de quelques cellules végétales. — *C. R. Soc. Biol.* — 106. — *1208.* — *1931.*

Farmer (J. B.). — On nuclear division in the pollen mother-cells of *Lilium Martagon.* — *Ann. of Bot.* — 7. — *392-396.* — *1893.*

— On the division of the chromosomes in the first mitosis in the pollen mother cell of *Lilium.* — *Journ. of the Roy. micr. Soc.* — *501-504.* — *1895.*

— Ueber Kernteilung in *Lilium*-Antheren besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage. — *Flora.* — 80. — *56-67.* — *1895.*

— On the structural constituents of the nucleus and their relation to the organisation of the individual. — *Proc. Roy. Soc. London Series B.* — 79. — *446-464.* — *1907.*

— Telosynapsis and parasynapsis. — *Ann. of Bot.* — 26. — *623-624.* — *1921.*

FARMER (J. B.). et DIGBY (L.). — Studies in apospory and apogamy in Ferns — *Ann. of Bot.* — 21. — *161-199.* — *1907.*

— On the cytological features exhibited by certain varietal and hybrid ferns. — *Ann. of Bot.* — 24. — *191-212.* — *1910.*

— On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny. — *Phil. Trans. Roy. Soc. London Series B.* — 205. — *1-25.* — *1914.*

FARMER (J. B.) et MOORE (J. E. S.). — On the essential similarities existing between the heterotypic nuclear division in animal and plants. — *Anat. Anz.* — 11. — *71-80.* — *1895.*

— New investigations into the reduction phenomena of animals and plants. — *Proc. Roy. Soc.* — 72. — *104-108.* — *1903.*

— On the meiotic phase (reduction division) in animals and plants. — *Quart. Journ. micr. Science.* — 48. — *489-557.* — *1905.*

FARMER (J. B.), MOORE (J. E. S.) et DIGBY (L.). — On the cytology of apogamy and apospory. I. Preliminary note on apogamy. — *Proc. Roy. Soc. London, Series B.* — 71. — *453-457.* — *1903.*

FARMER (J. B.) et SHOVE (D.). — On the structure and development of the somatic and heterotypic chromosomes of *Tradescantia virginica.* — *Quart. Journ. micr. Sc.* — 48. — *549-569.* — *1905.*

FARMER (J. B.) et WILLIAMS (J. L.). — On fertilization, and the segmentation of the spore in *Fucus.* — *Ann. of Bot.* — 10. — *479-487.* — *1896.*

— Contributions to our knowledge of the Fucaceæ : their life-history and Cytology. — *Philos. Trans. Roy. Soc. Ser. B.* — 190. — *623-645.* — *1898.*

FARR (C. H.). — Cytokinesis of the pollen mother cells of certain Dicotyledons. — *Mem. of the N. Y. bot. Gard.* — 6. — *253-317.* — *1916.*

— Cell division by furrowing in *Magnolia.* — *Americ. Journ. of Bot.* — 5. — *379-395.* — *1918.*

— The meiotic cytokinesis of *Nelumbo.* — *Amer. Journ. of Bot.* — 9. — *296-306.* — *1922.*

FARR (W. K.). — Cell division in the pollen-grain of *Cobaea scandens alba.* — *Bull. of the Torrey bot. Club.* — 47. — *325-337.* — *1920.*

FAULL (J. H.). — Development of the ascus and spore formation in Ascomycetes. — *Proceed. Boston. Soc. nat. hist.* — 32. — *77-114.* — *1904.*

— The cytology of the Laboulbeniales. — *Ann. of Bot.* — 25. — *649-654.* — *1911.*

— The cytology of *Laboulbenia chaetophora* and *L. Gyrinidarum.* — *Ann. of Bot.* — 26. — *325-356.* — *1912.*

FAURÉ-FREMIET (E.). — Sur l'étude ultra-microscopique de quelques Protozoaires. — *C. R. Soc. de Biol.* — 64. — *582.* — *1908.*

— Constitution du macronucleus des Infusoires Ciliés. — *C. R. Ac. d. Sc.* — *1909.*

— Etudes sur les mitochondries des Protozaires et des cellules sexuelles. — *Arch. d'Anat. microsc.* — 11. — *458.* —*1910.*

— Etudes physico-chimiques sur la structure de noyaux du type granuleux. — *C. R. Ac. des Sc.* — 150. — *1910.*

— Contribution à l'étude des glandes labiales des Hydrocorises. — *Ann. des Sc. nat. Zool.* — 12. — *1910.*

— Etudes cytologiques sur quelques Infusoires des marais salants du Croisic. — *Arch. d'Anat. micr.* — 13. —*1912.*

Fauré-Fremiet (E.). — L'œuf de *Sabellaria alveolata*. — *Arch. anat. micr.* — *1924.*

— La cinétique du développement. — *Presses universitaires.* — *1925.*

— La structure permanente de l'appareil excréteur chez quelques Vorticellides. — *C. R. Soc. Biol.* — *1926.*

Fauré-Fremiet (E.), Mayer (A.) et Schaeffer (J.). — Sur la constitution et le rôle des mitochondries. — *C. R. Soc. de Biol.* — 66. — *921.* — *1909.*

— Sur les réactions chimiques des mitochondries. — *C. R. Soc. de Biol.* — 67 — *769.* — *1909.*

Ferguson (Margaret C.). — The development of the egg and fertilization in *Pinus Strobus.* — *Ann. of Bot.* — 15. — *435-479.* — *1901.*

— Contribution to the life history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophyte and fertilization. — *Proc. Wash. Acad. Sci.* — 6. — *1-202.* — *1904.*

Feulgen (R.) et Rossenbeck (H.). — Mikroskopisch-chemischer Nachweis einer Nucleinsäure vom Typus der Thymonucleinsäure und die darauf beruhende elektive Färbung von Zellkernen in mikroskopischen Präparaten. — *Hoppe Seiler's Zeitschr. f. physiol. Chem.* — 135. — *1924.*

Feulgen (R.). — Die Nuclealfärbung. — *Abderhalden's Handbuch d. biol. Arbeitsmeth.* — *Abt.* V. *T. 2.* — *Heft 10.* — *1926* (*Urban et Schwarzenberg*, édit., Berlin et Wien).

Finn (W. W.). — Male cells in Angiosperms I. Spermatogenesis and fertilization in *Asclepias cornuti.* — *Bot. Gaz.* — 80. — *1-25.* — *1925.*

Fischel. — Ueber vitale Färbung von Echinodermeiern während ihrer Entwicklung. — *Anat. Hefte.* — 11. — *1899.*

— Untersuchungen über vitale Färbung an Süsswassertieren, insbesondere bei Cladoceren. — *Int. R. gr. hydr. u. hydrogr.* — *1906.*

Fischer (A.). — Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. — *362 pages.* — *G. Fischer, Iena.* — *1899.*

— Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. — *Iena.* — *1897.*

— Vorlesungen über Bakterien. — *II*e *Aufl.* — *G. Fischer, Iena, 1903.*

— Die Zelle der Cyanophyceen. — *Bot. Ztg.* — *1905.*

Fisk (E. L.). — The chromosomes of *Zea Mays.* — *Proc. of the Nat. Acad. of Sc.* — 2. — *352-356.* — *1925.*

Fitting (H.). — Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. — *Zeitschr. f. Bot.* — 3. — *209.* — *1911.*

Fitzpatrick (H. M.). — The Cytology of *Cronartium muscicola.* — *Americ. Journ. of Bot.* — 5. — *397-419.* — *1918.*

Fleissig. — Ueber die physiologische Bedeutung der ölartigen Einchlüssen der *Vaucheria.* — *In. Diss. Bâle.* — *1900.*

Flemming (W.).— Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihre Lebenserscheinungen. — *Arch. f. mikrosk. Anat.* — 16. — 19. — 20. — *1879-1880-1881.*

— Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. — *Leipzig.* — *1882.*

— Morphologie der Zelle (*Ergebnisse der Anat. und. Entw.* — *1893-1898*).

Foex (Et.). — Les « Fibrosinkörper » de Zopf et leurs relations avec les corpuscules métachromatiques. — *C. R. Ac. Sc.* — *1912.*

— Notes sur quelques Erisyphacées. — *Bull. Soc. Myc. Fr.* — *1926.*

Fol (H.). — Die « Centrenquadrille », eine neue Episode aus der Befruchtungsgeschichte. — *Anat. Anz.* — 6. —*266-274.* — *1891.*

FORENBACHER (A.). — Die Chondriosomen und Chromatophoren-bildung. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges. — 1912.*

FRANÇÉ (R.). — Zur Morphologie und Physiologie der Stigma der Mastigophoren. — *Zeitschr. f wiss. Zool. — 1893.*

— Die Lichtsinnesorgane der Algen. — *Stuttgart. — 1908.*

FRANCK (W. J.). — Somatische ker- nen celdeeling en microsporagenese bi het suikerriet. — *Amsterdam. — 184 pages. — 1911.*

FRANQUET (R.). — La genèse de l'amidon chez quelques plantes à réserves amylacées. — *Rev. gén. de Bot. — 44. — 32. — 136. — 1932.*

FRASER (H. C. I.). — On the sexuality and development of the ascocarp in *Lachnea stercorea. — Ann. of Bot. — 21. — 349-360. — 1907.*

— Contributions to the cytology of *Humaria rutilans. — Ann. of Bot. — 22. — 35-55. — 1908.*

— The development of the ascocarp in *Lachnea cretea. — Ann. of Bot. — 27. — 553-563. — 1913.*

FRASER (H. C. I.). (Mrs. GWYNNE-VAUGHAN). — The behaviour of the chromatin in the meiotic divisions of *Vicia Faba. — Ann. of Bot. — 28. — 633-642. — 1914.*

— Fungi. — *Cambridge University Press. — 232 pages. — 1922.*

FRASER (H. C. I.) and BROOKS (W. E. St. J.). — Further studies on the cytology of the ascus. — *Ann. of Bot. — 23. — 538-549. — 1909.*

FRASER (H. C. I.). and CHAMBERS (H. S.). — The morphology of *Aspergillus herbariorum. — Ann. myc. — 5. — 419-431. — 1907.*

FRASER (Miss H. C. I.) et SNELL (J.). — The vegetative divisions in *Vicia Faba — Ann. of Bot. — 25. — 845-855. — 1911.*

FRASER (H. C. I.) and WELSFORD (E. J.). — Further contributions fo the cytology of the Ascomycetes. — *Ann. of Bot. — 22. — 465-477. — 1908.*

FRASER (H. C. I.) [Mrs GWYNNE-VAUGHAN] et WILLIAMSON (H. S.). — Contributions to the study of *Pyronema confluens. — Ann. of Bot. — 45. — 355-371. — 1931.*

FREY (A.). — Etudes sur les vacuoles à cristaux des Clostéries. — *Rev. g. bot. — 1926.*

— La formation des cellules géantes du *Sterigmatocystis nigra. — Rev. g. bot. — 1927.*

— Das Reich der Ultramikroskopischen in Biologie. — *Protoplasma. — 1928.*

— Ueber die untermicellar Räume der Zellmembranen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges. — 46. — 444. — 1928.*

FRIEDRICHS (G.). — Enststehung der Chromatophoren bei *Elodea canadensis. — Jahrb. f. wiss. Bot. — 61. — 430-458. — 1922.*

FRIES (R. E.). — Ueber die cytologischen Verhältnisse bei... *Nidularia. — Zeitschr. f. Bot. — 3. — 145-165. — 1911.*

— Zur Kenntnis der Kernverhältnisse... von *Hygrophorus conicus. — Svensk Bot. Tidskr. — 5. — 241-251. — 1911.*

FRISENDAHL (A.). — Cytologische und Entwicklungs-geschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv. — *K. Svensk Vetensk. Akad. Handl. N. S. — 48. — 1-62. — 1912.*

FROST (H. B.) et MANN (M. C.). — Mutant forms of *Matthiola* resulting from non-disjunction. — *Amer. Nat. — 58. — 569-572. — 1924.*

FRYE (T. C.). — Development of the pollen in some Asclepiadaceae. — *Bot. Gaz. — 22. — 325-331. — 1901.*

Fujii (K.). — (Le spermatozoïde du *Ginkgo* a-t-il ou non une queue ?) — *Bot. Mag. Tokyo.* — 12. — *287-290.* — *1898.* — (En japonais).

— (Sur la morphologie du spermatozoïde de *Ginkgo*). — *Bot. Mag. Tokyo.* — 13. — *260-266.* — *1889.* — (En japonais).

— (Description d'un spermatozoïde avec deux rubans spiralés). — *Bot. Mag. Tokyo.* — 14. — *16-17.* — *1900.* — (En japonais).

— On the conception of id and the question of its transmutability. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 34. — *99-125.* — *1920.*

Fullmer (E. L.). — The development of the microsporangia and microspores of *Hemerocallis fulva.* — *Bot. Gaz.* — 28. — *81-88.* — *1899.*

Gaidukov (N.). — Ueber die ultramikroskopischen Eigenschaften der Protoplasten. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1906.*

— Die Ultramikroskopie an Zellen. — *Münch. Med. Wochenstr.* — *1907.*

— Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in Biologie und Medizin. — *1910.*

Gaines (E. F.) et Aase (H. C.). — A haploid wheat plant. — *Am. Journ. of Bot.* — 13. — *373-385.* — *1926.*

Gaiser (L. O.). — Chromosome numbers in Angiosperms. II. — *Bibliotheca genetica.* — 6. — *171-466.* — *1930.*

Gardiner (W.). — On the changes on the gland cells of *Drosera muscipula*, during secretion. — *Proc. Royal Soc. London.* — *1884.*

— On the phenomena accompanying stimulation on the gland cells in the tentacles of *Drosera dichotoma.* — *Proc. Roy. Soc. London.* — 39. — *229-234.* — *1885.*

Gardner (N. L.). — Cytological studies in Cyanophyceen. — *Univ. of California public. Botany.* — *1907.*

Garjeanne (A. J. M.). — Die Ölkorper der Jungermanniales. — *Flora.* — 92. — *457-482.* — *1903.*

Gatenby (Bronté). — Golgi bodies in plant cells. — *Nature.* — *1928.*

Gates (R. R.). — Pollen development in hybrids of *Oenothera lata* and *Oe. Lamarckiana* and its relation to mutation. — *Bot. Gaz.* — 43. — *81-115.* — *1907.*

— A study of reduction in *Oenothera rubrinervis.* — *Bot. Gaz.* — 46. — *1-34.* — *1908.*

— The behaviour of the chromosomes in *Oenothera lata* × *Oe. gigas.* — *Bot. Gaz.* — 48. — *179-199.* — *1909.*

— Pollen formation in *Oenothera gigas.* — *Ann. of Bot.* — 25. — *909-940.* — *1911.*

— The mode of chromosome reduction. — *Bot. Gaz.* — 51. — *321-344.* — *1911.*

— Somatic mitosis in *Oenothera.* — *Ann. of Bot.* — 26. — *993-1010.* — *1912.*

— Mutations and evolution. — *New Phytologist.* — 19. — *26-34.* — *64-88.* — *132-151.* — *172-188.* — *213-253.* — *1920.*

— The mutation factor in evolution with particular reference to *Oenothera.* — *London, Macmillan.* — *353* p. — *1921.*

— The Chromosomes of a triploid *Oenothera* hybrid. — *Ann. of Bot.* — 37. — *565.* — *1923.*

— The trisomic mutations of *Oenothera.* — *Ann. of Bot.* — 37. — *543-563.* — *1923.*

— Species and chromosomes. — *Nature.* — 114. — *353.* — *1924.*

GATES (R. R.). — Polyploidy. — *The brit. Journ. of exp. Biol.* — 1. — *153-182.* — *1924.*

— Meiosis and crossing-over. — *Journ. of Hered.* — 15. — *237-240.* — *1924.*

— The cytological basis of mutations. — *The Amer. Naturalist.* — 45. — *97-120.* — *1931.*

GATES (R. R.) et GOODWIN (K. M.). — Meiosis in *Oenothera purpurata* and *Oe. blandina.* — *Proceed. of the Roy. Soc. Ser. B.* — 109. — *149-164.* — *1931.*

GATES (R. R.) et REES (E. M.). — A cytological study of pollen development in *Lactuca.* — *Ann. of Bot.* — 35. — *365-398.* — *1921.*

GATES (R. R.) et THOMAS (N.). — A cytological study of *Oenothera* mut. *lata* et *Oe.* mut. *semilata* in relation to mutation. — *Quart. Journ. of microsc. Sc.* — 59. — *523-571.* — *1914.*

GAUMANN (E.). — Vergleichende Morphologie der Pilze. — *G. Fischer.* — *Iena.* — *1926.*

GAUTHERET (J.). — Sur la production de la chrorophylle dans les racines exposées à la lumière, en particulier dans la racine d'Orge. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 194. — *1510.* — *1932.*

GAUTHIER (A.). — Leçons de Chimie biologique normale et pathologique. — *1897.*

GAVAUDAN (P.). — Recherches sur la cellule des Hépatiques. — *Thèse Faculté Sc., Paris.* — *1930.*

— Sur quelques observations vitales concernant l'évolution du vacuome pendant la spermatogenèse des Characées. — *Le Botaniste.* — *495.* *1931.*

— Sur l'identité du vacuome métachromatique et de la leucosine des Monadinées et Chrysomonadinées. — *C. R. Ac. d. Sc.* — *207.* — *1932.*

GEERTS (J. M.). — Ueber die Zahl der Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana.* — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 25. — *191-195.* — *1907.*

— Beiträge zur Kenntnis der cytologischen Entwicklung von *Oenothera Lamarckiana.* — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 26 *a.* — *608-614.* — *1908.*

— Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana.* — *Recueil des Tr. bot. Néerl.* — 5. — *93-208.* — *1909.*

— Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas.* — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 29. — *160-166.* — *1911.*

GEITLER (L.). — Der Zellbau von *Glaucocystis Nostochinearum* und *Glœochaete Wittrockiana* und die chromatophoren Symbiose. Theorie von Merschantzy. — *Arch. f. Protist.* — *1922.*

— Reduktionsteilung, Kopulation und Parthenogenese bei der pennaten Diatomee *Cocconeis placentula.* — *Biol. Zentralbl.* — 47. — *307-308.* — *1927.*

— Die Reduktionsteilung und Kopulation bei *Cymbella lanceolata.* — *Arch. f. Protistenk.* — 58. — *465-507.* — *1927.*

— Neue Untersuchungen über die Sexualität der pennaten Diatomeen. — *Biol. Zentralbl.* — 48. — *648-663.* — *1928.*

— Der feinere Bau der Chromosomen von *Crepis.* — *Zeitschr. f. Zellf. und mikrosk. Anat.* — 10. — *195-200.* — *1929.*

Génaud (P.). — Recherches sur les échanges d'ions entre cellules de Levures et solution salines. — *Ann. Physiol.* et *Phy. chim. biol.* — 6. — *240.* — *1930.*

Génaud (P.) et Genevois (L.). — Sur la constitution minérale de quelques Chlorophycées marines. — *Bull. stat. biol. Arcachon.* — 27. — *1930.*

Genevois (L.). — Coloration vitale et respiration. — *Protoplasma.* — *1928.*

— Sur la fermentation et la respiration chez les Végétaux chlorophylliens. — *Rev. gén. Bot.* — 40. — *1928.*

— Les échanges d'ions dans les tissus végétaux. — *Protoplasma.* — X. — *478.* — *1930.*

— Métabolisme et fonctions des cellules. — *Masson, édit., Paris.* — *1931.*

Georgevitch (P.). — Zur Nukleolusfrage. Ein Beitrag zur Kenntnis der Bildung von Nukleolus in vegetativen Zellen von *Lupinus angustifolius* und *Allium Cepa.* — *Beih. z. bot. Zentralbl.* — 23. — *45-53.* — *1908.*

— Etude de la génération sexuée d'une Algue brune. — *C. R. Ac. des Sc.* — 167. — *595.* — *1918.*

Gerassimow (J. J.) — Ueber den Einfluss des Kerns auf das Wachstum der Zelle. — *Bull. Soc. Imp. d. Natur. Moscou.* — *185-220.* — *1901.*

Ghimpu (V.). — Recherches cytologiques sur les genres *Hordeum, Acacia. Medicago, Vitis* et *Quercus.* — *Arch. d'Anat. micr.* — 26. — *135-234,* — *1930.*

— Satellites des chromosomes dans le Règne végétal. — *Bull. d'Hist. appl.* — 7. — *149-155.* — *1930.*

Gicklhorn (J.). — Ueber das Vorkommen spindelförmiger Eiweisskörper bei *Opuntia.* — *Öster. bot. Ztschr.* — *1913.*

— Ueber vitale Kerne- und Plasmafärbung an Pflanzenzellen. — *Protoplasma.* — 2. — *1-16.* — *1927.*

Gicklhorn (J.) et Weber (Fr.). — *Protoplasma.* — *1926.*

Gicklhorn (J.) et Möschl (L.). — Vitalfärbung und Vakuolenkontraktion an Zellen mit stabilen Plasmaschaum. — *Protoplasma.* — 9. — *521-535.* — *1930.*

Girard (P.). — Relation entre l'état électrique de la paroi cellulaire et sa perméabilité à un ion donné. — *C. R. Acad. Sc.* — 169. — *94.* — *1919.*

— La pression osmotique et le mécanisme de l'osmose. — *Paris.* — *1912.*

— La perméabilité sélective des parois vivantes et inertes aux ions et les conséquences chimiques qu'elle comporte. — *Ann. Physiol. et Ph.-Chim. biol.* — 1. — *194.* — *1925.*

Giroud (A.). — Le chondriome. Recherches sur sa constitution chimique et physique. — *Arch. Anat. micr.* — *1921.*

— Protoplasma et glutathion. — *C. R. Soc. Biol.* — *1928.*

— Recherches sur la nature chimique du chondriome. — *Protoplasma.* — 7. — *73-97.* — *1929.*

Glaubitz. — Ueber Volutin und Nucleinsaüre in verschiedenen Hefen. — *Biochem. Zeitschr.* — *1922.*

Godfrin. — Anatomie comparée des cotylédons. — *Ann. Sc. nat. Bot.* — *1884.*

Gœbel (K.). — Pflanzenbiologische Schilderungen. — *Marburg.* — *1889.*

— Organographie der Pflanzen. — *Iena, 1898.*

Godlewski (E.). — Zur Kenntnis der Eiweissbildung in den Pflanzen. — *Anz. Akad. Wissensch. Krakau.* — 27. — *1903.*

GODLEWSKI (E.). — La corrélation plasma-nucléaire. — *C. R. Soc. Biol.* — *1925.*

GOLDSCHMIDT (R.). — Die Chromidien der Protozoen. — *Archiv f. Protist.* — 5. — *126.* — *1905.*

— Der chromidial Apparat lebhaft funktionierenden Gewebezellen. — *Zool. Jahrb.-Abt. f. Anat.* — *1904.*

— Die Merogonie der *Oenothera*-Bastarde und die Doppelreciproken Bastarde von DE VRIES. — *Arch. f. Zellforsch.* — 9. — *331-444.* — *1913.*

GOODSPEED (T. H.). — A preliminary note on the cytology of *Nicotiana*-species and-hybrids. — *Svensk bot. Tidskr.* — 17. — *472-478.* — *1923.*

— Some chromosome numbers in *Nicotiana.* — *Americ. Natur.* — 58. — *381.* — *1924.*

— Meiotic phenomena characteristic of first generation progenies from X-rayed tissues of *Nicotiana tabacum.* — *Univ. Calif. Publ. Bot.* — 11. — *309-318.* — *1930.*

GOODSPEED (T. H.) and AVERY (P.). — Nature and significance of structural chromosome alterations induced by X-rays and Radium. — *Cytologia.* — 1. — *308-327.* — *1930.*

GOODSPEED (T. H.) et CLAUSEN (R. E.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana.* V. Cytological features of two F_1-hybrids made with *Nicotiana Bigelovii* as a parent. — *Univ. Calif. Publ. Bot.* — 11. — *117-125.* — *1927.*

— Interspecific hybridization in *Nicotiana.* VI. Cytological features of *sylvestris-Tabacum* hybrids. — *Univ. Calif. Publ. Bot.* — 11. — *127-140.* — *1927.*

— Interspecific hybridization in *Nicotiana.* — *Univ. Calif. Publ. Bot.* — 11. — *245-256.* — *1928.*

GOODSPEED (T. H.), CLAUSEN (R. E.) et CHIPMAN (R. H.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana.* IV. Some cytological features of the *paniculata* × *rustica* hybrid and its derivatives. — *Univ. Calif. Publ. Bot.* — 11. — *103-115.* — *1926.*

GOODSPEED (T. H.) et OLSON (A. R.). — The production of variation in *Nicotiana*-species by X-ray treatment of sex cells. — *Proc. Nat. Ac. of Sc.* — 14. — *66-69.* — *1928.*

GÖPPERT et COHN. — Ueber die Rotation des Zelleninhaltes in *Nitella flexilis* — *Bot. Ztg.* — *1849.*

GORIS. — Recherches microchimiques sur quelques glucosides et quelques tanins végétaux. — *Paris.* — *1907.*

— La localisation et le rôle des alcaloïdes et des glucosides. — Lechevalier éd. — *Paris.* — *1914.*

GRAFE (V.). — Studien über das Anthocyan. — *Sitz. der kais. Ak. der Wissensch. Wien.* — *1906-1909.*

— Chemie der Pflanzenzellen. — *Berlin, 1922.*

GRANIER (J.) et BOULE (L.). — Sur les cinèses somatiques chez *Endymion nutans.* — *C. R. Acad. Sc. Paris.* — 151. — *153-154.* — *1911.*

— Sur le caractère hétérogamique des gemini chez *Impatiens glanduligera* Royle. — *C. R. Acad. Sc. Paris.* — 152. — *1020-1022.* — *1911.*

— Sur le phénomène de conjugaison des chromosomes à la prophase de la première cinèse réductrice (microsporogenèse chez *Endymion nutans.* Dum.) *C. R. Acad. d. Sc.* — 152. — *393.* — *1911.*

Grassé (P. P.). — L'appareil parabasal est-il un organite sécréteur ? — *C. R. Soc. de Biol.* — 93. — *1097.* — *1925.*

— Vacuome et appareil de Golgi des Eugléniens. — *C. R. Ac. Sc.* — *1925.*

— Sur le stigma ou appareil parabasal des Euglènes. — *C. R. Soc. de Biol.* — 94. — *1012.* — *1926.*

— Contribution à l'étude des Flagellés parasites. — *Arch. de Zool. exp. et gén.* — 65. — *345-602.* — *1926.*

Gray (J.). — A Text Book of experimental Cytology. — *Cambridge University. Press.* — *1931.*

Greeley. — Experiment on the physical structure of the Protoplasma of *Paramaecium.* — *Biol. Bull.* — *1904.*

Grégoire (V.). — Les cinèses polliniques dans les Liliacées. — *La Cellule.* — 16. — *235-297.* — *1899.*

— La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. — *La Cellule.* — 21. — *297-314.* — *1904.*

— Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes — *La Cellule.* — 22. — *221-376.* — *1905.*

— La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (racines d'*Allium*). — *La Cellule.* — 23. — *309-357.* — *1906.*

— La formation des gemini hétérotypiques chez les Végétaux. — *La Cellule.* — 24. — *369-420.* — *1907.*

— Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne. Les chromosomes : individualité, réduction, structure. — — *Ann. Soc. Roy. Zool. et Malac. de Belg.* — 42. — *1907.*

— Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée ? — *La Cellule.* — *25.* — *1908.*

— Les cinèses de maturation dans les deux Règnes. — L'unité essentielle du processus méiotique. — *La Cellule.* — 26. — *223-422.* — *1910.*

— Le phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryocinèse. somatique ; à propos d'une interprétation nouvelle. — *Ann. Soc. Scient. Bruxelles.* — 34. — *36 pages.* — *1912.*

— La vérité du schéma hétérohoméotypique. — *C. R. Acad. Sc. Paris.* — 155. — *1098-1101.* — *1912.*

— La télophase et la prophase dans la caryocinèse somatique. — *C. R. Ac. des Sc.* — 156. — *631.* — *1913.*

— Génétique et Cytologie. — *Revue des Quest. Scient.* — IVe Sér. — *Janvier 1918.* (*24 p.*).

Grégoire (V.) et Berghs (J.). — La figure achromatique dans le *Pellia epiphylla.* — *La Cellule.* — 21. — *193-238.* — *1904.*

Grégoire (V.) et Wygaerts (A.). — La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques .— *Beih. z. Bot. Centralbl.* — 14. — *13-19.* — *1903* (Cf. *La Cellule.* — 21. — *7-67*).

— La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. I. Racine de *Trillium grandiflorum* et télophase homéotypique dans le *Trillium cernuum.* — *La Cellule.* — 21. — *7-71.* — *1904.*

Gregory (R. P.). — The reduction division in ferns. — *Proc. Roy. Soc. London.* — *Series B.* — 73. — *86-92.* — *1904.*

GREGORY (R. P.). — Spore-formation in leptosporangiate Ferns. — *Ann. of Bot.* — 18. — *445-458.* — *1904.*

— Notes on the histology of the giant and ordinary forms of *Primula sinensis.* — *Proc. Cambr. Phil. Soc.* — 15. — *139-146.* — *1909.*

— On the genetics of tetraploid plants in *Primula sinensis.* — *Proc. Roy. Soc. London.* — *Ser. B.* — *87.* — *484-492.* — *1914.*

GRIGORAKI (L.). — Recherches cytologiques et taxinomiques sur les Dermatophytes et quelques autres parasites. — *Ann. Sc. nat.* — *1925.*

GRIMME. — Die wichtigsten Methoden der Bakterienfärbung und ihre Wirkung auf die Membran, den Protoplasten und die Einschlüsse der Bakterienzellen. — *Centr. f. Bak.* — *1903.*

GRUN. — *Ber. deutsch. Bot. Gesell.* — 13. — *1903.*

GUÉGUEN (Ed.). — Les constituants glucidiques des Algues rouges. — *Thèse Pharmacie, Paris, 1931* et *Ann. de l'Inst. Océanogr.* — *1931.*

GUIGNARD (L.). — Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des Orchidées. — *Ann. des Sc. Nat. Bot.* — Sér. V, 14. — *1882.*

— Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les Végétaux. — *Ann. Sc. Nat. Bot.* — Sér. VI, 17. — *5-59.* — *1884.*

— Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de division communs aux végétaux et aux animaux. — *Ann. Sc. Nat. Bot.* — Sér. VI, 20. — *310-372.* — *1885.*

— Observations sur le pollen des Cycadées. — *Journ. de Bot.* — 3. — *1889.*

— Développement et constitution des anthérozoïdes. — *Rev. gén. de Bot.* — 1. — *11-27.* — *63-78.* — *136-145.* — *175-194.* — *1889.*

— Observations sur la structure et la division du noyau dans les cellules-mères du pollen des Cycadées. — *Bull. Soc. bot. de Fr.* — 36. — *206-211.* — *1889.*

— Sur la localisation dans les amandes et le Laurier-cerise des principes qui fournissent de l'acide cyanhydrique. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 110. — *477.* — *1890* et *Journ. de Botanique.* — 4. — *1890.*

— Sur la localisation des principes qui fournissent les essences sulfurées des Crucifères. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 111. — *249.* — *1890.*

— Nouvelles études sur la fécondation. — *Ann. d. Sc. Nat. Bot.* — Sér. VII, 14. — *163-296.* — *1891.*

— Sur l'existence des « sphères attractives » dans les cellules végétales. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 112. — *539.* — *1891.*

— Observations sur l'appareil mucifère des Laminariacées. — *Ann. des Sc. Nat. Bot.* — 15. — *1.* — *1892.*

— Recherches sur la nature et la localisation des principes actifs chez les Capparidées, Tropaeolées, Limnanthées, Résédacées. — *Journ. de bot.* — 7. — *345, 393, 417, 444.* — *1893.*

— Recherches sur certains principes actifs encore inconnus chez les Papayacées. — *Journ. de Bot.* — *8.* — *67.* — *1894.*

— Sur l'existence et la localisation de l'émulsine dans les plantes du genre *Manihot.* — *Bull. Assoc. fr. Avanc. Sciences.* — *1894* ; et *Bull. Soc. Bot. Fr.* — *1894.*

— Les centres cinétiques chez les Végétaux. — *Ann. Sc. Nat. Bot.* — Sér. VIII, 6. — *177-220.* — *1897.*

— Sur le mode particulier de formation du pollen chez les *Magnolia.* — *C. R. Ac. des Sc.* — 127. — *1898.*

GUIGNARD (L.). — Centrosomes in plants. — *Bot. Gaz.* — 25. — *158-164.* — *1898.*

— Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas major.* — *Arch. anat. micr.* — 2. — *455-509.* — *1899.*

— La réduction chromatique. — *L'Année biologique.* — 3. — *61-82.* — *1899.*

— Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les Végétaux Angiospermes. — *C. R. Acad. Sc.* — 128. — *1-8.* — *1899.*

— L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. — *Ann. des Sc. Nat. Bot.* — Sér. VIII, 11. — *365-387.* — *1900.*

— La double fécondation chez les Renonculacées. — *Journ. de Bot.* — 15. — *394-408.* — *1901.*

— Sur l'existence de corps protéiques particuliers dans le pollen de diverses Asclépiadacées. — *C. R. Ac. Sc.* — *1923.*

GUILLIERMOND (A.). — Recherches sur la structure de quelques Champignons inférieurs. — *C. R. Ac. Sc.* — 132. — *175.* — *1901.*

— Recherches histologiques sur la sporulation des Levures. — *C. R. Ac. Sc.* — 132. *1252.* — *1901.*

— Recherches histologiques sur la sporulation des Schizosaccharomycètes. — *C. R. Ac. Sc.* — 133. — *1252.* — *1901.*

— Considérations sur la sexualité de certaines Levures. — *C. R. Ac. Sc.* — 133. — *1901.*

— Sur la présence des corpuscules métachromatiques dans les Bactéries. — *Lyon médical.* — *1902.*

— Recherches cytologiques sur les Levures et quelques moisissures à formes levures. — Thèse doctorat ès sciences Sorbonne. — *1902.* — Résumée dans *Rev. gén. bot.* — 15. — *49.* — *1903.*

— Recherches sur la germination des spores dans le Saccharomyces *Ludwigii Hansen.* — *Bull. Soc. mycol. fr.* — 19. — *1903.*

— Contribution à l'étude de l'épiplasme des Ascomycètes et recherches sur les corpuscules métachromatiques des Champignons. — *Ann. mycol.* — 1. — *202.* — *1903.*

— Contribution à l'étude cytologique des Ascomycètes. — *C. R. Ac. Sc.* — 137. — *938.* — *1903.*

— Sur la caryocinèse de *Peziza rutilans.* — *C. R. Soc. Biol.* — 56. — *412.* — *1904.*

— Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasme des Ascomycètes. — *Rev. gén. Bot.* — 16. — *50.* — *1904.*

— Recherches sur la caryocinèse des Ascomycètes. — *Rev. gén. bot.* — 16. — *129.* — *1904.*

— Remarques sur la caryocinèse des Ascomycètes. — *Ann. mycol.* — 3. — *343.* — *1905.*

— A propos de la communication de M. Behring au Congrès de la Tuberculose. — *Lyon médical.* — *1905.*

— Recherches sur la germination des spores et la conjugaison chez les Levures. — *Rev. gén. Bot.* — XVII. — *1905.* — *337.*

— Les corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. — *Bull. Inst. Pasteur.* — 4. — *1906.*

— Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées. — *Rev. g. bot.* — 18. — *392.* — *1906.*

GUILLIERMOND (A.). — Recherches cytologiques sur la germination des graines de quelques Graminées et contribution à l'étude des grains d'aleurone. — *Arch. anat. micr.* — 10. — *142.* — *1908.*

— Remarques critiques sur différentes publications parues sur la cytologie des Levures et quelques observations nouvelles sur la structure de ces Champignons. — *Centr. f. Bak.* — 26. — *1909.* — *589.*

— Recherches cytologiques et taxinomiques sur les Endomycétacés. — *Rev. gén. bot.* — 21. — *353.* — *1909.*

— Observations sur la cytologie d'un Bacille. — *C. R. Soc. Biol.* — 67. — *102.* — *1909.*

— La sexualité chez les Champignons. — *Bull. Sc. France et Belgique.* — 44. — *110.* — *1910.*

— A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. — *Arch. f. Protist.* — 19. — *269.* — *1910.*

— A propos de la structure des Bacilles endosporés. Réponse à M. E. M. Mencl. — *Arch. f. Protis.* — 19. — *1.* — *1910.*

— Nouvelles observations sur la cytologie des Levures. — *C. R. Ac. Sc.* — 150. — *835.* — *1910.*

— Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes et nouvelles observations sur les mitoses des asques. — *Rev. gén. bot.* — 23. — *81.* — *1911.*

— Sur les mitochondries des cellules végétales. — *C. R. Ac. Sc.* — 153. — *199.* — *1911.*

— Sur la formation des chloroleucites aux dépens des mitochondries. — *C. R. Ac. Sc.* — 153. — *290.* — *1911.*

— Sur l'origine des leucoplastes et sur les processus cytologiques de l'élaboration de l'amidon dans le tubercule de Pomme de terre. — *C. R. Ac. S.* — 153. — *1492.* — *1911.*

— Les Levures. — *Encycl. scientifique, Doin, éd. Paris.* — *1911.*

— Nouvelles remarques sur l'origine des chloroleucites. — *C. R. Soc.* — *Biol.* — 72. — *86.* — *1912.*

— Sur les leucoplastes de *Phajus grandifolius.* — *C. R. Ac. Sc.* — 154. — *186.* — *1912.*

— Sur le mode de formation des chloroleucites dans les bourgeons des plantes adultes. — *C. R. Soc. Biol.* — 72. — *459.* — *1911.*

— Mitochondries et plastes végétaux. — *C. R. Soc. Biol.* — 73. — *1912.*

— Sur les mitochondries des organes sexuels des Végétaux. — *C. R. Ac. Sc.* — 154. — *888.* — *1912.*

— Sur les différents modes de formation des leucoplastes. — *C. R. Soc. Biol.* — 73. — *110.* — *1912.*

— Sur le mode de formation du pigment dans la racine de Carotte. — *C. R. Ac. Sc.* — 155. — *411.* — *1912.*

— Recherches sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes des Végétaux (leuco-chloro- et chromoplastes). Contribution à l'étude des mitochondries dans les Végétaux. — *Arch. Anat. micr.* — 14. — *310.* — *1912.*

— Nouvelles observations sur la sexualité des Levures. — *Arch. f. Protistenk.* — 28. — *52.* — *1912.*

— Sur les mitochondries des Champignons. — *C. R. Soc. Biol.* — *618.* — *1913.*

GUILLIERMOND (A.). — Nouvelles observations sur le chondriome des Champignons. — *C. R. Ac. Sc.* — 156. — *1781.* — *1913.*

— Sur la formation de l'anthocyane au sein des mitochondries. — *C. R. Ac. Sc.* — 157. — *1924.* —*1913.*

— Progrès de la cytologie des Champignons. — *Progressus Rei Botanicæ.* — *390.* — *1913.*

— Sur l'étude vitale du chondriome de l'épiderme des pétales d'*Iris germanica* et son évolution en leuco- et chromoplastes. — *C. R. Soc. Biol.* — 74. — *1280.* — *1913.*

— Recherches comparatives sur le développement de l'*Endomyces fibuliger* et de l'*Endomyces capsularis* et nouvelles remarques sur la signification des anastomoses qui se produisent dans l'*Endomyces fibuliger.* — Livre Jubilaire van Laer. — *36.* —*1913.*

— Nouvelles remarques sur la signification des plastes de W. Schimper par rapport aux mitochondries actuelles. — *C. R. Soc. Biol.* — 75. — *437.* — *1913.*

— Nouvelles observations sur le chondriome de l'asque de *Pustularia vesiculosa.* — *C. R. Soc. Biol.* — 75. — *646.* — *1913.*

— Bemerkungen über die Mitochondrien der vegetativen Zellen und ihre Verwandlung in Plastiden. — *Ber. d. deutsch. bot. Gesells.* — 32. — *282.* — *1914.*

— Nouvelles remarques sur les plastes des Végétaux. — *Anat. Anzeiger.* — 46. — *566.* — *1914.*

— Etat actuel de la question de l'évolution et du rôle physiologique des mitochondries, d'après les travaux récents de Cytologie végétale. — *Rev. gén. d. Bot.* — 26. — *129.* — *1914.*

— Recherches cytologiques sur la formation des pigments anthocyaniques. — *Rev. gén. d. Bot.* — 25 *bis.* — *295.* — *1914.*

— Sur la formation de l'amidon dans l'embryon avant maturation de la graine. — *C. R. Soc. Biol.* — 76. — *167.* — *1914.*

— Nouvelles observations vitales sur le chondriome des cellules épidermiques de la fleur d'*Iris germanica.* I. Elaboration d'amidon et de xanthophylle au sein des chondriocontes. — *C. R. Soc. Biol.* — 77. — *241.* — *1915.*

— Nouvelles observations vitales sur le chondriome des cellules épidermiques de la fleur d'*Iris germanica.* II. Production de globules graisseux au sein des mitochondries et des plastes. Fixation du chondriome. — *C. R. Soc. Biol.* — 78. — *1915.*

— Quelques observations cytologiques sur le mode de formation des pigments anthocyaniques dans les fleurs. — *C. R. Ac. Sc.* — 161. — *568.* — *1915.*

— Recherches sur le chondriome chez les Champignons et les Algues. — *Rev. gén. bot.* — 17 . — *193.* — *1915.*

— Sur une méthode permettant de colorer dans la cellule végétale les grains d'amidon au sein des mitochondries. — *C. R. Soc. Biol.* — 79. — *806.* — *1916.*

— Observations vitales sur le chondriome de la fleur de Tulipe. — *C. R. Ac. Sc.* — 164. — *407.* —*1917.*

— Sur la division nucléaire des Levures. — *Ann. Inst. Pasteur.* — 31. — *100.* — *1917.*

GUILLIERMOND (A.), — Sur la nature et le rôle des mitochondries des cellules végétales. Réponse à quelques objections. — *C. R. Soc. Biol.* — 80. — *917.* — *1917.*

— Sur le chondriome des Champignons. A propos des récentes recherches de M. Dangeard. — *C. R. Soc. Biol.* — 81. — *328.* — *1918.*

— Sur la nature et la signification du chondriome. — *C. R. Ac. Sc.* — 166. — *649.* — *1918.*

— Mitochondries et système vacuolaire. — *C. R. Ac. Sc.* — 166. — *862.* — *1918.*

— Sur la métachromatine et les composés phénoliques de la cellule végétale. — *C. R. Ac. Sc.* — 166. — *958.* — *1918.*

— Sur la signification du chondriome. — *Rev. gén. de Bot.* — 30. — *161.* — *1918.*

— Sur l'origine mitochondriale des plastides. — *C. R. Ac. Sc.* — 167. — *430.* — *1918.*

— Mitochondries et symbiotes. — *C. R. Soc. Biol.* — 82. — *309.* — *1919.*

— Sur l'origine mitochondriale des plastides. A propos d'un travail de M. Mottier. — *Ann. Sc. nat. Bot.* — 14. — *226.* — *1919.*

— Observations vitales sur le chondriome des Végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de formation des pigments xanthophylliens et carotiniens. Contribution à l'étude physiologique de la cellule. — *Rev. gén. Bot.* — 31. — *372.* — *1919.*

— Sur l'évolution du chondriome dans la cellule végétale. — *C. R. Ac. Sc.* — 170. — *194.* — *1920.*

— Sur les éléments figurés du cytoplasme. — *C. R. Ac. Sc.* — 170. — *612.* — *1920.*

— Sur la métachromatine des Champignons. — *C. R. Soc. Biol.* — 83. — *202.* — *1920.*

— Sur l'origine des vacuoles dans les cellules de quelques racines. — *C. R. Soc. Biol.* — 83. — *411.* — *1920.*

— Sur la coexistence dans la cellule végétale de deux variétés distinctes de mitochondries. — *C. R. Soc. Biol.* — 83. — *408.* — *1920.*

— Observations vitales du chondriome des Champignons. — *C. R. Soc. Biol.* — 83. — *404.* — *1920.*

— Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen de *Lilium candidum.* — *C. R. Ac. Sc.* — 170. — *1003.* — *1920.*

— Sur les relations entre le chondriome des Champignons et la métachromatine. — *C. R. Soc. Biol.* — 83. — *855.* — *1920.*

— A propos de la métachromatine. — *C. R. Soc. Biol.* — 83. — *853.* — *1920.*

— Observations vitales sur le chondriome d'une Saprolégniacée. — *C. R. Ac. Sc.* — 170. — *1329.* — *1920.*

— Sur la structure de la cellule végétale. — *C. R. Ac. Sc.* — 170. — *1515.* — *1920.*

— Sur le sphérome de M. Dangeard. — *C. R. Soc. Biol.* 83. — *975.* — *1920.*

— A propos de deux notes récentes de M. Dangeard. — *C. R. Soc. Biol.* — 83. — *979.* — *1920.*

— Nouvelles remarques sur la coexistence de deux variétés de mitochondries chez les Végétaux chlorophylliens. — *C. R. Soc. Biol.*— 83. — *1926.* — *1920.*

GUILLIERMOND (A.). — Nouvelles observations cytologiques sur *Saprolegnia*. — *C. R. Ac. Sc.* — 171. — *260.* — *1920.*

— The Yeasts. — J. Wiley, éd. New-York. — *1920.*

— Observations cytologiques sur le cytoplasme d'un *Saprolegnia*. — *La Cellule.* — 30. — *138.* — *1920.*

— A propos de récentes notes de M. Dangeard. — *Bull. Soc. Bot. Fr.* — 20. — *170.* — *1920.*

— Nouvelles recherches sur l'appareil vacuolaire dans les Végétaux. — *C. R. Ac. Sc.* — 171. — *1071.* — *1920.*

— Caractères différentiels de l'appareil vacuolaire et du chondriome dans la cellule végétale. — *C. R. Soc. Biol.* — 83. — *1435.* — *1920.*

— A propos de la constitution morphologique du cytoplasme. — *C. R. Ac. Sc.* — 172. — *121.* — *1921.*

— A propos d'un travail de MEVES sur le chondriome de la cellule végétale. — *C. R. Soc. Biol.* — 84. — *202.* — *1921.*

— Sur les caractères et l'évolution du chondriome dans les Végétaux chlorophylliens. — *C. R. Soc. Biol.* — 84. — *197.* — *1921.*

— La constitution morphologique du cytoplasme dans la cellule végétale. — *Rev. gén. Sc. pures et appl.* — 32. — *133.* — *1921.*

— Les constituants morphologiques du cytoplasme, d'après les recherches récentes de cytologie végétale. — *Bull. Sc. Fr. et Belgique.* — 54. — *426.* — *1921.*

— Sur les éléments figurés du cytoplasme chez les Végétaux : chondriome, appareil vacuolaire et granulations lipoïdes. — *Arch. de Biol.* — 31. — *82.* — *1921.*

— Sur les microsomes et les formations lipoïdes de la cellule végétale. — *C. R. Ac. Sc.* — 172. — *1676.* — *1921.*

— A propos de l'origine de l'anthocyane. — *C. R. Soc. Biol.* — 85. — *198.* — *1921.*

— Sur la formation des chloroplastes dans l'*Elodea canadensis*. — *C. R. Soc. Biol.* — 85. — *462.* — *1921.*

— Sur le chondriome des Conjugués et des Diatomés. — *C. R. Soc. Biol.* 85. — *466.* — *1921.*

— Nouvelles observations sur l'origine des plastides dans les Phanérogames. — *Rev. gén. bot.* — 33. — *402.* — *1921.*

— Observations cytologiques sur le bourgeon d'*Elodea canadensis*. — *C. R. Ac. Sc.* — 173. — *331.* — *1921.*

— Remarques sur la cytologie de l'albumen de Ricin : origine et évolution des grains d'aleurone. — *C. R. Ass. Fr. Av. Sc. Rouen.* — *579.* — *1921.*

— Origine et évolution du système vacuolaire des cellules végétales et grains d'aleurone. — *C. R. Soc. Biol.* — 85. — *1033.* — *1922.*

— Sur la formation des grains d'aleurone et de l'huile de Ricin dans l'albumen de Ricin. — *C. R. Soc. Biol.* — 86. — *434.* — *1922.*

— Sur l'origine et la signification des oléoplastes. — *C. R. Soc. Biol.* — 86. — *435.* — *1922.*

— Remarques sur la formation des chloroplastes dans le bourgeon d'*Elodea canadensis*. — *C. R. Ac. Sc.* — 175. — *286.* — *1922.*

— Observations cytologiques sur un *Leptomitus* et en particulier sur la formation et la germination des zoospores chez les Saprolégniacées. — *C. R. Ac. Sc.* — 175. — *377.* — *1922.*

GUILLIERMOND (A.). — Nouvelles observations sur les Saprolégniacées. — *La Cellule.* — 32. — *434.* — *1922.*

— Quelques remarques nouvelles sur la cytologie des Levures. — *C. R. Soc. Biol.* — 88. — *517.* — *1923.*

— Sur la coloration vitale des chondriosomes. — *C. R. Soc. Biol.* — 88. — *527.* — *1923.*

— Les chondriosomes dans la cellule végétale. Etat actuel de nos connaissances sur la structure de la cellule. — *C. R. Ass. fr. Anatomistes.* — Lyon. — *1922.*

— Nouvelles recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme de la cellule végétale. — *Arch. anat. micr.* — 20. — *210.* — *1924.*

— Recherches sur l'évolution du chondriome pendant le développement des grains de pollen et du sac embryonnaire chez les Liliacées et sur la signification des formations ergastoplasmiques. — *Ann. Sc. nat. Bot.* — 6. — *48.* — *1924.*

— La structure de la cellule végétale. Jubilé de Mendel. — *Prague.* — *1925.*

— Le vacuome de la cellule végétale. — *Bull. Hist. appl. à la physiol.* — *1925.*

— La structure des *Beggiatoa* et leurs relations avec les Cyanophycées. — *C. R. Soc. Biol.* — 94. — *579.* — *1926.*

— Sur les relations du système vacuolaire avec l'appareil de Golgi dans les cellules végétales. — *C. R. Ac. Sc.* — 182. — *485.* — *1926.*

— Sur l'action des méthodes à imprégnation argentique sur les cellules végétales et sur les relations du vacuome et de l'appareil de Golgi. — *C. R. Ac. Sc.* — 182. — *714.* — *1926.*

— Appareil de Golgi et canalicules de Holmgren dans la plantule de Pois et leur assimilation aux grains d'aleurone et au vacuome. — *C. R. Soc. Biol.* — 94. — *993.* — *1926.*

— Sur l'action des méthodes argentiques sur les cellules végétales. Nouvelle contribution à l'étude de l'appareil de Golgi. — *C. R. Soc. Biol.* — 95. — *442.* — *1926.*

— Nouvelles recherches sur la structure des Cyanophycées. — *Rev. g. Bot.* — 38. —*178.* — *1926.*

— Sur l'origine des vacuoles. — *La Cellule.* — 36. — *217.* — *1926.*

— Sur la réversibilité du vacuome observé sous l'influence de la plasmolyse. — *C. R. Ass. Fr. Av. Sc.* — *Lyon.* — *1926.*

— Observations vitales sur l'instabilité de formes des mitochondries et sur leur permanence. — *Bull. biol. Fr. et Belgique.* — 61. — *1917.*

— Sur l'action du rouge neutre sur les cellules végétales et sur la coloration vitale du vacuome. — *Bull. Hist. appl.* — 4. — *1927.*

— Le chondriome de la cellule végétale. A propos d'un article récent de M. Pavillard. — *Arch. de Bot.* — *1927.*

— Etude cytologique et taxinomique sur les Levures du genre *Sporobolomyces.* — *Bull. Soc. myc. Fr.* — 43. — *241.* — *1928.*

— A propos des recherches récentes de M. Bowen sur l'appareil de Golgi. — *C. R. Soc. Biol.* — *1928.*

— Recherches sur les Champignons de la stigmatomycose et essai sur la phylogénie des Ascomycètes. — *Rev. gén. de Bot.* — *1928.*

— The recent development of our idea of the vacuome of Plant cells. — *American Journ. of Botany.* — *1928.*

GUILLIERMOND (A.). — Nouvelles recherches sur la coloration vitale par le rouge neutre dans les cellules végétales. — *C. R. Ac. Sc.* — 188. — *813.— 1929.*

— Nouvelles observations sur l'appareil de Golgi : L'appareil de Golgi chez les Levures. — *C. R. Ac. Sc.* — 188. — *1003. — 1929.*

— A propos de l'appareil de Golgi dans les cellules végétales et de la valeur des méthodes osmiques employées pour la différenciation de cet appareil. — *C. R. Soc. Biol.* — 101. — *567. — 1929.*

— Quelques remarques sur l'appareil de Golgi et les méthodes employées pour sa différenciation. — *Arch. Anat. micr.* — 25. — *493. — 1929.*

— Sur le développement d'un *Saprolegnia* en milieu additionné de colorants vitaux et coloration vitale de son vacuome pendant son développement. — *C. R. Ac. S.* — 189. — *1261. — 1929.*

— Nouvelles observations sur la structure des Levures. — *Arch. microbiologie Leningrad. — 34. — 1929.*

— Le vacuome des cellules végétales. — *Protoplasma.* — 9. — *133. — 1930*

— Germination des zoospores et formation des zoosporanges dans un *Saprolegnia* en culture sur milieux additionnés de rouge neutre. — *C. R. Ac. Sc.* — 190. — *384. — 1930.*

— Résultats d'observations ultramicroscopiques sur la cellule végétale. — *Bull. Hist. appl.* — 7. — *65. — 1930.*

— Culture d'un *Saprolegnia* en milieux additionnés de colorants vitaux. Valeur de la méthode de coloration vitale. — *Bull. Hist. appl. à la Physiol.* — 7. — *99. — 1930.*

— Recherches ultramicroscopiques sur les cellules végétales et l'état physique des constituants morphologiques de la cellule. — *Rev. gén. de Bot.* — 42.— *1930.*

— Sur la toxicité des colorants vitaux. — *C. R. Soc. Biol.* — 104. — *468. — 1930.*

— Sur l'emploi des méthodes argentiques pour la coloration des plastes et sur leurs propriétés réductrices. — *C. R. Soc. Biol. — 1931.*

— Nouvelles recherches sur le mode de formation cytologique et les caractères microchimiques des pigments authocyaniques. — *C. R. Ac. Sc.* — 193. — *581. — 1931.*

— Sur le mode de formation cytologique des pigments anthocyaniques dans la fleur d'*Iris germanica*. — *C. R. Ac. Sc.* — 193. — *1112. — 1931.*

— A propos du chondriome des Champignons. — *C. R. Soc. Biol. — 1931.*

— A propos d'un mémoire récent de M. Dangeard : Application à l'étude des Champignons de la nouvelle terminologie des éléments cellulaires. — Rey. — Lyon. — *1931.*

— Sur l'existence fréquente de vacuoles spécialisées dans les Végétaux. — *C. R. Ac. Sc.* — 193. — *952. — 1931.*

— Sur le genre *Zygosaccharomycodes* et quelques points obscurs du développement des Levures. — *Travaux Cryptog. dédiés à L. Mangin. — 1931.*

— Observations cytologiques sur les Rhodothiobactéries. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 194. — *1259. — 1932.*

— Sur la présence d'un corps d'aspect oléagineux dans les cellules épidermiques d'*Iris germanica*. — *C. R. Soc. de Biol.* — 109. — *1182. — 1932.*

GUILLIERMOND (A.) .— Sur la structure des Bactéries. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 194. — *1232.* — *1932.*

GUILLIERMOND (A.), DUFRÉNOY (J.) et LABROUSTE. — Germination des graines de Tabac en milieux additionnés de rouge neutre et coloration vitale de leur vacuome pendant la croissance. — *C. R. Ac. Sc.* — 190. — *1439.* — *1930.*

GUILLIERMOND (A.) et MANGENOT (G.). — Sur la signification des canalicules de Holmgren. — *C. R. Ac. Sc.* — 174. — *485.* — *1922.*

— Sur la signification de l'appareil de Golgi. — *C. R. Ac. Sc.* — 174. — *692.* — *1922.*

— Sur l'Autoplastensekret et le Mesekret de Arthur Meyer. — *C. R. Soc. Biol.* — 89. — *240.* — *1923.*

— Observations cytologiques sur le mode de formation des essences. — *C. R. Ac. Sc.* — 177. — *600.* — *1923.*

GUILLIERMOND (A.) et MAWAS (J.). — Caractères histochimiques des granulations des Mastzellen et rapport de ces corps avec la volutine des Protistes. — *C. R. Soc. Biol.* — 64. — *307.* — *1908.*

GURWITSCH. (Al.). — Les problèmes de la mitose et les rayons mitogénétiques. — *Bull. d'Hist. appl.* — 1. — *486-497.* — *1924.*

GUTTENBERG (A. von). — Zytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 46. — *453.* — *1909.*

GUYÉNOT (E.). — L'Hérédité. — *Encyclopédie Scientifique, G. Doin, Paris, 1924.*

— Les mutations. — *Encyclopédie Scientifique, G. Doin, Paris, 1930.*

GUYÉNOT (E.) et NAVILLE (A.). — Les chromosomes et la réduction chromatique chez *Drosophila melanogaster.* — *La Cellule.* — 39. — *25-82.* — *1929.*

HAASE-BESSELL (G.). — Digitalisstudien. — I. — *Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererb. Lehre.* — 16. — *1916.*

— Ibid. — II. — *Ibid.* — 27. — *1-26.* — *1921.*

— Ibid. — III. — *Ibid.* — 42. — *1-46.* — *1926.*

HABERLANDT (G.). — Die Chlorophyllkörner bei Selaginella. — *Flora.* — *1888.*

— Zur Kenntnis der Konjugation bei *Spirogyra.* — *Sitz.-ber. d. Akad. d. Wiss. in Wien.* — 99. — *390.* — *1890.*

— Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanzen. — *Leipzig, 1890.*

— Ueber fibrillar Plasmastrukturen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — *1901.*

— Zur Physiologie der Zellteilung. I. — *Sitz.-ber. d. preuss. Akad. d. Wiss.* — 16. — *318.* — *1913.*

— II. — *id.* — *1096.* — *1914.*

— Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. — *Beitr. z. allgem. Bot.* — 2. — *1-53.* — *1921.*

— Ueber experimentelle Erzeugung von Adventiv-embryonen bei *Oenothera Lamarckiana.* — *Sitz.-ber. Akad. Wiss. Berlin.* — *695-725.* — *1921.*

— Zur Embryologie von *Allium odorum* L. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 41. — *174-179.* — *1923.*

— Zur Embryologie und Zytologie von *Allium odorum* L. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 43. — *559-564.* — *1925.*

HABERMANN. — Das Fadenapparat in den Synergide der Angiospermen. — *In Diss. Bonn.* — *1907.*

HÅKANSSON (A.). — Beiträge zur Zytologie eines *Epilobium*- Bastardes. — *Bot. Notis.* — 3. — *269-278.* — *1924.*

HÅKANSSON (A.). — Zur Zytologie der Gattung *Godetia*. — *Hereditas*. — 6. — *257-274*. — *1925*.

— Zur Zytologie von *Celsia* und *Verbascum*. — *Lunds Univ. Årskr. N. F Ard. 2*. 21. — *10* .— *1-47*. — *1926*.

— Ueber das Verhalten der Chromosomen bei der heterotypischen Teilung schwedischer *Oenothera Lamarckiana* und einiger ihrer Mutanten und Bastarden. — *Hereditas*. — 8. — *255-304*. — *1926*.

— Chromosomenringe in *Pisum* und ihre mutmässliche genetische Bedeutung. — *Hereditas*. — 12. — *1-10*. — *1929*.

— Die Chromosomenreduktion bei einigen Mutanten und Bastarden von *Oenothera Lamarckiana*. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 72. — *385-402*. — *1930*.

— Zur Zytologie trisomischer Mutanten aus *Oenothera Lamarckiana*. — *Hereditas*. — 14. — *1-32*. — *1930*.

HALL (P. R.). — Vacuome and Golgi apparatus in the Ciliate *Stylonichia*. — *Zeitsch. f. Zellforsch. u. mik. Anat.* — *13*. — *4*. — *770*. — *1931*.

HALL (P. R.) et DUNILME (F. W.). — On the vacuome and food vacuoles in *Vorticella*. — *Transactions of the american microscopical Society*. — I. — 3. — *196*. — *1931*.

HAMBURGER. — Zur Kenntnis der *Dunaliella salina* und einer Amöbe aus Salinawasser von Laghari. — *Arch. f. Protist*. — *1905*.

HANCE (T.). — Variations in the number of somatic chromosomes in *Oenothera scintillans* de Vries. — *Genetics*. — 3. — *225*. — *1918*.

HANNINGS. — Untersuchungen über die Harzbildung in Koniferennadeln. — *Zeitsch. f. Bot*. — *1922*.

HANSTEEN (B.). — Ueber das Fucosan als erstes scheinbares Produkt der Kohlensäureassimilation bei den Fucoideen. — *Jahrb. f. wiss. Bot*. — 35. — *611*. — *1900*.

HANSTEIN. — Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. — *Heidelberg*. — *1888*.

HARDEN (Arthur). — La fermentation alcoolique. — *Paris*. — *1913*.

— Alcoolic fermentation. — *Londres*. — *1922*.

HARDY. — On the structure of cell protoplasma. — *Journ. of Physiol*. — *1899*.

HARPER (R. A.). — Die Entwicklung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei*. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges*. — 13. — *475-481*. — *1895*.

— Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung der Ascomyceten. — *Jahrb. f. wiss. Bot*. — 29. — *655-685*. — *1896*.

— Sexual reproduction in *Pyronema confluens* and the morphology of the ascocarp. — *Ann. of Bot*. — 14. — *321-400*. — *1900*.

HARRISON (J. W. H.) et BLACKBURN (K. B.). — The course of pollen formation in certain Roses, with some deductions therefrom. — *Mem. of the hort. Soc. of New-York*. — 3. — *23-32*. — *1927*.

HARTMANN (M.). — Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. — *Arch. f. Protistenk*. — 14. — *264-334*. — *1909*.

— Ueber die Kern- und Zellteilung von *Chlorogonium elongatum*. — *Arch. f. Protistenk*. — 39. — *32 p*. — *1918*.

— Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen. — *Zeitschr. f. indukt. Abst. und Vererbungslehre*. — *20*. — *1-26*. — *1919*.

HARTMANN (M.) et NÖLLER (W.). — Untersuchungen über die Zytologie von *Trypanosoma theileri*. — *Arch. f. Protistenk.* — 38. — *355-375.* — *1918.*

HARTOG (M.). — On the cytology of the vegetative and reproductive organs of the Saprolegnieae. — *Trans. of the Roy. Irish Acad. Dublin.* — 30. — *1895.*

— The cytology of *Saprolegnia*. — *Ann. of Bot.* — 10. — *1896.*

— The alleged fertilization in the Saprolegnieae. — *Ann. of Bot.* — 13. — *1899.*

HAUPT. — Cell structure and cell division in the Cyanophyceen. — *Bot. Gaz.* — *1923.*

HEGLER. — Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzellen. — *Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.* — *1901.*

HEIDENHAIN (M.). — Plasma und Zelle. — *Iena.* — *1907.*

HEILBORN (O.). — Die Chromosomenzahlen der Gattung *Carex*. — *Svensk bot. Tidskr.* — 16. — *271-274.* — *1922.*

— Chromosome numbers and dimensions, species formation and phylogeny in the genus *Carex*. — *Hereditas.* — 5. — *129-216.* — *1924.*

— Chromosome studies in Cyperaceae. — *Hereditas.* — 11. — *182-192.* — *1928.*

HEILBRUNN (L. V.). — The colloïd chemistry of protoplasma. — *Protoplasma Monographien.* — *Berlin, 1928.*

HEINZERLING. — *Bibliotheca botanica.* — *1908.*

HEITZ (E.). — Unregelmässigkeiten bei der Reduktionsteilung von *Melandrium album*. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 43. — *77-80.* — *1925.*

— Beitrag zur Zytologie von *Melandrium*. — *Planta. Arch. f. wiss. Bot.* — 1. — *241-259.* — *1925.*

— Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich. I. — *Zeitschr. f. Bot.* — 18. — *625-681.* — *1926.*

— Heterochromatin, Chromocentren, Chromomeren. — *Ber. d. deutsch. Bot. Ges.* — 47. — *274-284.* — *1929.*

HEMRICHER. — Ueber die Arten der Vorkommen von Eiweisskristallen bei *Lathraea*. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — *1900.*

HENNEBERG. — Ueber den Kern und über die bei der Kernfärbung mit färbenden Inhalt Körper der Hefezellen. — *Centr. f. Bakter.* — *1916.*

— Ueber das Volutin (metachromatische Körper) in Hefezellen. — *Centr. f. Bak.* — *1916.*

HENNEGUY (L. F.). — Leçons sur la Cellule. Morphologie et reproduction. — *Masson, édit.* — *Paris.* — *1896.*

— Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. — *Arch. Anat. Micr.* — 1. — *481-496.* — *1898.*

— La vie cellulaire. — Eléments de cytologie. — *Collection Payot.* — *1923.*

HERTWIG (O.). — Die Zelle und die Gewebe. — *Iena, 1893.*

— Allgemeine Biologie. — *3te Aufl.* — *Iena, 1909.*

HERTWIG (R.). — Ueber Korrelation von Zell- und Kerngrösse... etc.... — *Biol. Centralbl.* — 23. — *49-62* et *108-119.* — *1903.*

— Ueber physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhorni*. — *Festschr. f. E. Haeckel.* — *301-354.* — *1904.*

Herwerden (M. A. van). — Ueber die Kernstruktur in den Speicheldrüsen der *Chironomus*-Larve. — *Anat. Anz.* — 36. — *193-207.* — *1910.*

— Ueber die Nuklease als Reagens auf Nukleinsaüreverbindungen der Zelle — *Anat. Anz.* — *1914.*

— Ueber das Volutin und seine chemische Zusammensetzung. — *Folia microbiologica.* — *1917.*

Hieronymus. — Ueber die Organisation der Phycochromaceenzellen. — *Bot. Ztg.* — *1893.*

Hirasé (S.). — Notes on the attraction spheres in the pollen cells of *Ginkgo biloba.* — *Bot. Mag. Tokyo.* — 8. — *359.* — *1894.*

— (Découverte du spermatozoïde de *Ginkgo biloba*). — *Bot. Mag. Tokyo.* — 10. — *171-172* (en japonais). — *1896.*

— (Sur le spermatozoïde de *Ginkgo biloba*). — *Idem.* — 10. — *325-328.* — *1896* (en japonais).

— Untersuchungen über das Verhalten des Pollens von *Ginkgo biloba.* — *Bot. Centralbl.* — 69. — *33-35.* — *1897.*

— Etudes sur la fécondation et l'embryogénie de *Ginkgo biloba.* — *Jour. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo.* — 12. — *103-149.* — *1898.*

Höber. — Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. — *Leipzig.* — *1906.*

Hocquette (M.). — Les réactions parasitaires des cellules d'*Alnus glutinosa* infectées par un bactéroïde. — *C. R. Soc. Biol.* — *1929.*

— Evolution du noyau dans les cellules bacillifères des nodosités d'*Ornithopus perpusillus* et de la digestion intracellulaire. — *C. R. Ac. Sc.* — *1930.*

— Influence des substances sécrétées par les radicelles en voie de formation sur le noyau des cellules voisines. — *C. R. Ac. Sc.* — *1931.*

Hoffmann (A. W. H.). — Zur Entwicklungsgeschichte von *Endophyllum Sempervivi.* — *Zentralbl. f. Bakteriol.* — *II*te *Abt.* — 32. — *137-158.* — *1912.*

Höfler (K.). — Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — 38. — *288.* — *1920.*

Hofmeister (W.). — Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung, und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. — *Leipzig.* — *179 pages.* — *1851.*

— Ueber die Mechanik der Bewegungen der Protoplasma. — *Flora.* — *1865.*

Höhnel (F. von). — Histochemische Untersuchungen über die Xylophilin und die Coniferin. — *Sitz.-ber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien.* — 76. — *663.* — *1877.*

Hollande (A. Ch.). — Non-spécificité des réactions au bleu d'indophénol et à la benzidine pour la mise en évidence des granulations dites oxydasiques dans les cellules. — *Bull. Hist. appl. à la physiologie.*

Hollande (M. et Mme A. Ch.). — Etude cytologique de quelques microbes pathogènes. — *Arch. de Zool. exp. et gén.* — 72. — *445.* — *1932.*

Hollande (A.Ch.) et Faure (R.). — La structure cytologique du *Blattabacterium Cuenoti* Mercier, n. g. symbiote du tissu adipeux des Blattides. — *C. R. Soc. Biol.* — *1931.*

Holle. — Ueber die Assimilationstätigkeit von *Strelitzia Reginae.* — *Flora.* — *1877.*

Hölling. — Die Kernverhältnisse von *Fusiformis Termiditis*. — *Arch. f. Protist.* — *1910.*

Holmgren (J.). — Die Entwicklung des Embryosackes bei *Anthemis tinctoria*. — *Svensk bot. Tidskr.* — 9. — *171-183.* — *1915.*

— Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. — *Kungl. Svensk. Vetensk. Handl.* — 59. — *118 p.* — *1919.*

Holweck (F.) et Lacassagne (A.). — Action des rayons X sur *Polytoma uvella*. Détermination des « cibles » correspondant aux principales lésions observées. — *C. R. Soc. de Biol.* — 107. — *812.* — *1931.*

— Essai d'interprétation quantique des diverses lésions produites dans les cellules par les radiations. — *C. R. Soc. de Biol.* — *107.* — *814.* — *1931.*

Homès (M.). — Evolution du vacuome au cours de la différenciation des tissus chez *Drosera intermedia*. — *Bull. Cl. des Sciences, Ac. Roy. Belgique.* — *1927.*

— Développement des feuilles et des tentacules chez *Drosera intermedia*. Comportement du vacuome. — *Bull. Cl. Sciences, Ac. Roy. Belgique.* — 14. — *1088.* — *1928.*

— Contribution à la cytologie des plantes carnivores. Réactions de *Drosera* à deux agents d'altération, la plasmolyse et les alcalis. — *C. R. Soc. Biol.* — *1929.*

— Contribution à la cytologie des plantes carnivores. Le vacuome, au cours de la digestion, dans les tentacules de *Drosera rotundifolia*. — *C. R. Soc. Biol.* — 101. — *1170.* — *1929.*

— Modifications cytologiques au cours du fonctionnement des organes sécréteurs chez *Drosera*. — *Bruxelles, Lamertin, éd.* — *1929.*

— La question des plantes carnivores, principalement du point de vue cytologique. — *Bull. Soc. Roy. de Belg.* — 61. — *147.* — *1929.*

Hook (J. M. van). — Notes on the division of the cell and nucleus in liverworts. — *Bot. Gaz.* — 30. — *394-399.* — *1900.*

Hopkins (F. G.). — On an autoxydable constituent of the cell. — *Biochem. Journ.* — 15. — *286.* — *1921.*

— Glutathione. Its influence in the oxydation of fats and proteins. — *Biochem. Journ.* — 19. — *787.* — *1925.*

Hoppe-Seyler. — Ueber das Chlorophyll der Pflanzen. — *Zeitsch. f. Phys. Chemie.* — *1879-1881.*

Houget (J.), Mayer (André) et Plantefol (L.). — Sur une forme particulière d'oxydation biologique. — *Ann. Physiol. et Ph.-Chim. biol.* — 3. — *663.* — *1927.*

Hovasse (R.). — *Endodinium Chattoni*, parasite des Velelles. — *Bull. biol. de la Fr. et de la Belg.* — 57. — *107.* — *1923.*

— « *Zooxanthella Chattoni* » (*Endodinium Chattoni*). — *Bull. biol. de la Fr. et de la Belg.* — 58. — *38.* — *1924.*

Hoyt (W. D.). — Alternation of generations and sexuality in *Dictyota dichotoma*. — *Bot. Gaz.* — 49. — *55-57.* — *1910.*

Huie (L. H.). — Changes in the cell-organs of *Drosera rotundifolia*, produced by feeding with egg albumine. — *Quart. Journ. micr. Sc.* — 39. — *387-426.* — *1897.*

— Changes in the gland cells of *Drosera* produced by various food materials. — *Amer. Journ. of Bot.* — *1898.*

Huie (L. R.). — Further study on cytological changes produced in *Drosera*. — *Quart. Journ. Micr. Sc.* — 42. — *203-222.* — *1899.*

Huilleret. — Les protéosomes de Löw et la constitution du protoplasme. — *C. R. Soc. Biol.* — *1928.*

Hume (E. M. M.). — The histology of the sieve-tubes of *Pteridium aquilinum*... etc... — *Ann. of Bot.* — 26. — *573-587.* — *1912.*

Humphrey (J. E.). — Nucleolen und Centrosomen. — *Ber. d. deutsch. bot. Gesells.* — 12. — *108-117.* — *1894.*

Hunger. — Ueber das Assimilationprodukt der Dictyotaceen. — *Jahr. f. wiss. Bot.* — *1922.*

Hurst (C. C.). — Chromosomes and characters in *Rosa* and their significance in the origin of species. — *Expts. in Genetic.* — 38. — *534-550.* — *1925.*

— The mechanism of heredity and evolution. — *Eugenics Review.* — 19. — *19-31.* — *1927.*

— Differential polyploidy in the genus *Rosa*. — *Verh. V*tes *Intern. Kongr. Vererb. wiss. Berlin.* — *866-906.* — *1928.*

Hutchinson (A. H.). — Fertilization in *Abies balsamea*. — *Bot. Gaz.* — *60.* — *457-472.* — *1915.*

Huxley. — On the cell theory. — *Monthly Journal.* — *1894.*

Ikeno (S.). — Vorläufige Mittheilung über die Spermatozoïden bei *Cycas revoluta*. — *Bot. Zentralbl.* — 69. — *1-3.* — *1897.*

— Zur Kenntnis des sogenannten centrosomähnlichen Körpers in Pollenschläuche der Cycadeen. — *Flora.* — 85. — *15-18.* — *1898.*

— Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 32. — *557-602.* — *1898.*

— Ueber die Sporenbildung etc... von *Monascus purpureus*. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 21. — *259-269.* — *1903.*

— Die Spermatogenese von *Marchantia polymorpha*.— *Beih. z. bot. Zentralbl.* — 15. — *65-88.* — *1903.*

— Blepharoplasten im Pflanzenreich. — *Biol. Zentralbl.* — 24. — *211-221.* — *1904.*

— Zur Frage der Homologie der Blepharoplasten. — *Flora.* — 96. — *538-542.* — *1906.*

Irwin. — The effect of acetate buffer mixture, acetic acid and sodium acetate, on the protoplasm, as influencing the rate of penetration of cresyl. blue into the vacuole of *Nitella*. — *Journ. gen. Physiol.* — *1927.*

— Concentration of the inhibiting effects of various substances on *Nitella*. — *Journ. of gen. Physiol.* — *1927.*

— On the ration of the dye penetrating the vacuoles of *Valonia* from solutions of methylene blue. — *Journ. gen. Physiol.* — *1927.*

— Does methylene blue penetrate living cells ? — *Nature, 1928.*

— Prediding penetration of dyes into living cells by means of an artificial system. — *Pr. Soc. Ex. Biol. and Med.* — *1928.*

— Why does azure B penetrate more readily than methylene blue and crystal violet. — *Journ. of gen. Physiol.* — *1930.*

Ishikawa (M.). — Cytologische Studien von Dahlien. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 25. — *1-8.* — *1911.*

Ishikawa (M.). — A list of the number of chromosomes. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 30. — *404-448.* — *1916.*

— Studies on the embryosac and fertilization in *Oenothera.* — *Ann. of Bot.* — 32. — *279-317.* — *1918.*

— Cytological studies on *Porphyra tenella* Kjellm. I. — *Bot. Magaz. Tokyo.* — 35. — *206-218.* — *1921.*

— On the chromosomes of *Lactuca.* — *Bot. Mag. Tokyo.* — 35. — *153-159.* — *1921.*

Iwanow. — Ueber Ölsynthese unter Ermittelung der pflanzlichen Lipase. — *Ber. d. d. Bot. Ges.* — *1911.*

— Ueber den Stoffwechsel bei ölhaltigen Samen mit besonderer Berücksichtigung der Ölbildungsprozesse. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — *1913.*

— Ueber die Unwandlung der Öl in der Pflanze. — *Beihefte z. bot. Centr.* — *1912.*

Iwanowski. — Ueber die Rolle des gelben Pigments in den Chloroplasten. — — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1913.*

— Ueber das Verhalten des lebenden Chlorophylles zum Lichte. — *B. d. d. bot. Ges.* — *1913.*

Jahn (E.). — Myxomycetenstudien. *3.* Kernteilung und Geisselbildung bei den Schwärmern von *Stemonitis flaccida* Lister. — *Ber. d. deutsch. bot. Gesells.* — 22. — *84-92.* — *1904.*

— Myxomycetenstudien. *6.* Kernverschmelzung und Reduktionsteilungen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 25. — *1907.*

— Myxomycetenstudien. *7. Ceratiomyxa.* — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 26. — *342-352.* — *1908.*

— Myxomycetenstudien. *8.* Der Sexualakt. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 29. — *231-247.* — *1911.*

— Myxomycetenstudien. *14.* Die Organe des Plasmodiums. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 50. — *367-399.* — *1932.*

Janicki (C.). — Zur Kenntnis des Parabasalapparats bei parasitischen Flagellaten. — *Biol. Centralbl.* — 31. — *1911.*

— Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. II Teil. Die Gattungen *Devescovina, Parajœnia, Stephanonympha, Calonympha.* Ueber den Parabasalapparat. Ueber Kernkonstitution und Kernteilung. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.* — 112. — *1915.*

Janse. — Die Bewegungen der Protoplasma von *Caulerpa prolifera.* — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — *1889.*

Janson (Erna). — Studien über die Aggregationserscheinungen in den Tentakeln von *Drosera.* — *Beih. z. bot. Zentralb. I*te *Abt.* — 37. — *154-184.* — *1920.*

Janssens. — A propos du noyau de la Levure. — *La Cellule.* — *1909.*

Janssens et Leblanc. — Recherches cytologiques sur la cellule de levure. — *La Cellule.* — XIV. — *1898.*

Janssens, von de Putte et Helsmortel. — Le chondriome dans les Champignons. — *La Cellule.* — *1913.*

Jaretzky (R.). — Einige Chromosomenzahlen aus der Familie der Polygonaceae. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 45. — *158-154.* — *1927.*

— Untersuchungen über Chromosomen und Phylogenie bei einigen Cruciferen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 68. — *1-45.* — *1928.*

Jaretzky (R.). — Histologische und karyologische Studien an Polygonaceae. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 69. — *357-390.* — *1928.*

Johansen. — Sur le gluten et sa présence dans le grain de Blé. — *C. R. Lab. Carlsberg.* — *1888.*

Jolivette (H. D.). — Spore formation in *Geoglossum glabrum.* — *Transact. Wisconsin Ac. sc.* — 16. — *1171-1190.* — *1910.*

Jollos (V.). — Dinoflagellatenstudien. — *Arch. f. Protistenk.* — 19. — *178-207.* — *1910.*

Jörgensen (C. A.). — The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum.* — *Journ. of Genetics.* — 19. — *133-211.* — *1928.*

Joyet Lavergne (Ph.). — Recherches sur le cytoplasme des Sporozoaires. — *Arch. anat. micr.* — *1926.*

— Sur le rôle du chondriome dans le métabolisme cellulaire. — *C. R. Soc. Biol.* — *1927.*

— Sur le pouvoir oxydo-réducteur du chondriome. — *C. R. Ac. Sc.* — *1928.*

— Contribution à l'étude du chondriome d'un Champignon du genre *Saprolegnia.* — *C. R. Ac. Sc.* — *1928.*

— Glutathion et chondriosomes. — *Protoplasme.* — *1929.*

Juel (H. O.). — Parthenogenesis bei *Antennaria alpina* (L.) Br. — *Bot. Centralbl.* — 74. — *369-374.* — *1898.*

— Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 35. — *626-659.* — *1900.*

— Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria.* — *Kungl. Svensk. Vetensk. Ak. Hand.* — 33. — *1-59.* — *1900.*

— Ueber Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus.* — *Flora.* — 91. — *47-55.* — *1902.*

— Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium.* — *Bot. Centralbl.* — 13. — *194-202.* — *1903.*

— Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum V. M.* — *Arkiv f. Bot.* — 2. — *1904.*

— Die Tetradenteilung bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. — *Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl.* — 39. — *1-22.* — *1905.*

— Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata.* — *Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsal.* — *Sér. IV*, 1. — *1-41.* — *1907.*

— Zytologische Pilzstudien. II. Zur Kenntnis einiger Hemiasceen. — *Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsal.* — *Ser. IV*, 5. — *1-43.* — *1921.*

Jungers (V.). — Figures caryocinétiques et cloisonnement du protoplasme dans l'endosperme d'*Iris.* — *La Cellule.* — 40. — *293-353.* — *1931.*

Juranyi (L.). — Bau und Entwicklung des Pollens bei *Ceratozamia longifolia* Miq. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 8. — *382-400.* — *1872.*

Kagawa (F.). — Cytological studies on *Triticum* and *Aegilops.* — *La Cellule.* — 37. — *232-320.* — *1927.*

— Cytological studies on *Triticum* and *Aegilops* II. On the genus cross between *Triticum* and *Aegilops.* — *Jap. Journ. of Bot.* — 4. — *1-26.* — *1928.*

— Studies on the size of chromosomes in relation to the phylogeny of crop plants. — *Proc. Crop. Sc. Soc. Japan.* — 3. — *17-24.* — *1929.*

Kajanus (B.). — Die Ergebnisse der genetischen Weizenforschung. — *Bibliogr. genet.* — 3. — *142-240.* — *1927.*

KALLEN. — Verhalten der Plasmakörper von *Urtica urens*. — *Flora*. — *1882*.

KARPECHENKO (G. D.). — Hybrids of ♀ *Raphanus sativus* L. × ♂ *Brassica oleracea* L. — *Journ. of Genet.* — 14. — *375-396*. — *1924*.

— The number and the genetic correlation of cultivated Cruciferae. — *Bull. appl. Bot. Plant. Breed.* — 13. — *1-14*. — *1924*.

— The production of polyploid gamets in hybrids. — *Hereditas*. — 9. — *349-368*. — *1927*.

— Polyploid hybrids of *Raphanus Sativus* L. × *Brassica oleracea* L. — *Zeitschr. Indukt. Abst. Vererb. Lehre*. — 48. — *1-85*. — *1928*.

KARRER. — Einführung in die Chemie der polymeren Kohlehydrate. — *Leipzig*. — *1925*.

KARSTEN (G.). — Die Auxosporenbildung der Gattungen *Cocconeis, Surirella*, und *Cymatopleura*. — *Flora*. — 87. — *253-283*. — *1900*.

— Die sogenannten « Mikrosporen »... beobachtet an *Corethron Valdiviae* n. sp. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges*. — 22. — *544-554*. — *1904*.

— Ueber die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica*. — *Zeitschr. f. Bot*. — 4. — *417-426*. — *1912*.

— Ueber die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen. — *Zeitschr. f. Bot*. — 10. — *1-20*. — *1918*.

KASANOWSKY (N.). — *Aphanomyces laevis* de Bary. I. Entwicklung der Sexualorgane und Befruchtung. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges*. — 29. — *210-228*. — *1911*.

KASSMANN. — Die Entwicklung der Chondriosomen und Chloroplasten von *Cabomba aquatica* und *Cabomba Caroliniana* auf Grund von Dauerbeobachtungen an lebenden Zellen. — *Planta*. — *1926*.

KATO (K.). — Cytological studies of pollen mother-cells of *Rhoeo discolor* Hance, with special reference to the question of the mode of syndesis. — *Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ., B*. — 5. — *139-161*. — *1930*.

KATSUNUMA. — Intrazellullare Oxydation und Indophenolblausynthese. — *G. Fischer Iena*.

KATZ (J. R.). — Die Gesetze der Quellung. — *Kolloïdchem. Beih*. — 9. — *57*. — *1916*.

KAUFMANN (B. P.). — Chromosome structure and its relation to the chromosome cycle. I. Somatic mitoses in *Tradescantia pilosa*. — *Americ. Journ. of Bot*. — 13. — *59-80*. — *1926*.

— Chromosome structure and its relation to the chromosome cycle. II. *Podophyllum peltatum*. — *Americ. Journ. of Bot*. — 13. — *355-363*. — *1926*.

KAUFMANN (H.). — Ueber den Entwicklungsgang von *Cylindrocistys*. — *Zeitschr. f. Bot*. — 6. — *721-784*. — *1914*.

KEENE (M. L.). — Cytological studies of the Zygospores of *Sporodinia grandis*. — *Ann. of Bot*. — 28. — *455-470*. — *1914*.

KEILIN (D.). — On cytochrome. A respiratory pigment, common to animal, yeast, and higher plants. — *Proc. Roy. Soc*. — B. — 98. — *312*. *1925*.

— Cytochrome and respiratory enzymes. — *Proc. Roy. Soc*. — B. — 104. — *206*. — *1929*.

KELLER. — Ueber Protoplasma Strömung in Pflanzenreich. — *Zurich*. — *1890*.

KIHARA (H.). — Zytologische Studien bei einigen Getreide-Arten. — *Bot. Mag. Tokyo*. — 32. — *17-38*. — *1919*.

KIHARA (H.). — *Ibid.* II. — 33. — *95-98.* — *1919.*

— *Ibid.* III. — 35. — *19-44.* — *1921.*

— Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreide-Arten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. — *Mem. Coll. of Sc. Kyoto Imp. Univ. — Ser. B.* — 1. — *1-200.* — *1924.*

— Chromosomes of *Rumex Acetosella* L. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 39. — *353-360.* — *1925.*

— Ueber das Verhalten der « end to end » gebundenen Chromosomen von *Rumex Acetosella* und *Oenothera biennis* während der heterotypischen Kernteilung. — *Jarhb. f. wiss. Bot.* — 66. — *429-460.* — *1927.*

— On the chromosomes of *Humulus japonicus.* — *Bot. Mag. Tokyo.* — 42. — *237-238.* — *1928.*

KIHARA (H.) et ONO (T.). — Cytological studies on *Rumex* L. I. Chromosomes of *Rumex Acetosa* L. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 37. — *84-90.* — *1923.*

— Cytological studies on *Rumex* L. II. on the relation of chromosome number and sexes in *Rumex Acetosa* L. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 37. — *147-149.* — *1924.*

— The sex chromosomes of *Rumex Acetosa.* — *Zeitschr. Indukt. Abst. Vererb. Lehre.* — 39. — *1-7.* — *1925.*

— Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-Arten. — *Zeitschr. f. Zellfersch. u. mikr. Anat.* — 4. — *475-481.* — *1926.*

KILLIAN (Ch.). — Ueber die Sexualität von *Venturia inaequalis* (Cooke) Ad. — *Zeitschr. f. Bot.* — 9. — *353-398.* — *1917.*

— Morphologie, etc... von *Cryptomyces Pteridis.* — *Zschr. f. Bot.* — 10. — *49-126.* — *1918.*

— La sexualité des Ascomycètes et leurs relations avec les autres Champignons. — *Bull. biol. de la Fr. et de la Belg.* — 54. — *179-251.* — *1920.*

KIMPFLIN (G.). — Recherches sur la photosynthèse. — *Thèse doctorat ès Sciences Lyon.* — *1907.*

KIRBY (K. S. N). — The development of chloroplasts in the spores of *Osmunda.* — *Journ. Roy. micr. Soc.* — *10.* — *1928.*

KITE (G. L.). — Studies on the physical properties of protoplasma. — *Amer. Journ. Physiol.* — 32. — *146-164.* — *1913.*

KIYOHARA. — Vermehren die Plastiden auch in der Meristemzellen von *Hydrilla verticillata* nur durch Teilung oder nicht ? — *Bot. Mag. Tokyo.* — *1928.*

KLEBAHN (H.). — Studien über Zygoten. I... Keimung von *Closterium* und *Cosmarium.* — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 22. — *415-443.* — *1891.*

— Zur Kenntnis der Auxosporenbildung. I. *Rhopalodia gibba.* — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 29. — *595.* — *1896.*

— Studien über Zygoten. II. Die Befruchtung von *Oedogonium Boscii.* — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 24. — *235-267.* — *1892.*

KLEBS (G.). — Beiträge zur Physiologie der Pflanzellen. — *Untersuchungen bot. nat. Tübingen.* — *1888.*

— Ueber die Bildung der Forpflanzungszellen bei *Hydrodictyon.* — *Bot. Ztg.* — *1891.*

— Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. — *Iena.* — *1896.*

KLEBS (G.). — Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. *Saprolegnia mixta* de Bary. — *Jarhb. f. wiss. Bot.* — 33. — *513-593.* — *1899.*

KLEIN (J.). — Die Kristalloide der Meeresalgen. — *Jahrb. f wiss. Bot.* — 13. — *23.* — *1882.*

KLEMM. — Beiträge zur Erforschung der Aggregationsvörgange in lebenden Pflanzenzellen. — *Flora.* — *1892.*

— Ueber die Aggregationvorgänge in Crassulaceenzellen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — *1892.*

KLERCKER (J. Af.). — Studien über die Gerbstoffvakuolen. — *Bihangtill K. Archska vet. Apskad. Handl.* — 13. — *1.* — *1888.*

KLINCKONSTRÖM (A. VON). — Zur Morphologie der *Plagiocystis verrucosa.* — *Ark. för. Bot.* — 24. — *1932.*

KNIEP (H.). — Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten. I. Die Entwicklungsgeschichte von *Hypochnus terrestris*, nov. spec. — *Zeitschrift für Botanik.* — 5. — *593-609.* — *1913.*

— Die Sexualität der niederen Pflanzen. — *G. Fischer.* — *Iena.* — *1928.*

— Ueber den Generationswechsel von *Allomyces.* — *Zeitschr. f. Bot.* — 22. — *441-443.* — *1930.*

KNIGHT (Margery). — Studies in the Ectocarpaceae. I. The life-history and cytology of *Pylaiella littoralis* Kjellm. — *Trans. R. Soc. Edinburgh.* — 53. — *343-360.* — *1923.*

KOCH. — Untersuchungen über bisher für Öl oder Phloroglucingehalt Inhaltskörper der Fucaceen. — *In. Din. Rostock.* — *1896.*

KOFOID (Ch.) et SWEZY (O.). — Mitosis in *Trichomonas.* — *Proc. Nat. Acad. Sc.* — 1. — *315.* — *1915.*

— Studies on the parasites of the Termites. III. On *Trichonympha Campanula*, sp. nov. — *Univ. of Calif. Publ. Zool.* — 20. — *1919.*

KOHL. — Untersuchungen über das Carotin. — *Leipzig.* — *1902.*

— Ueber die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle. — *G. Fischer.* — *Iena.* — *1903.*

— Die Hefepilze. — *Quelle et Meyer, éd.* — *Leipzig.* — *1918.*

KÖHLER (A.). — Mikrophotographische Untersuchungen mit ultraviolettem Licht. — *Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie.* — *21.* — *119.* — *1904.*

KOICHENSTEIN. — Structure intérieure et mode de développement des Bactéries. — *Acta Universitatis Latwiensis.* — *1923.*

KÖLSCH. — Untersuchungen über der Zerfliesserscheinugen der Ciliate Infusorien. — *Zool. Jahrb. Anat.* — *1902.*

KOMURO. — Cytological and physiological changes in *Vicia Faba* irradiated with Röntgenrays. — *Bot. Gaz.* — *1924.*

KOPACZEWSKI. — Les ions Hydrogène. — *1926.*

KOSTOFF (D.). — Protoplasmic viscosity in plants. — *Protoplasma.* — 11. — *1930.*

KOSTYTSCHEW. — Pflanzenatmung. — *Berlin.* — *1924.*

KOZLOWSKI. — Ueber Neubildung der Plastiden aus Chondriosomen in Pflanzenzellen. — *Bull. Ac. Polon. Sc. et Lett.* — *1919.*

— Sur l'origine des oléoleucites chez les Hépatiques à feuilles. — *C. R. Ac. Sciences.* — *1921.*

— Sur la saponarine chez le *Mnium cuspidatum.* — *C. R. Ac. Sc.* — *1921.*

— Critique de l'hypothèse des chondriosomes. — *Rev. gén. bot.* — *1922.*

KRANZLIN (Helene). — Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien bei den

Trichien und Arcyrien. — *Arch. f. Protistenk.* — 9. — *170.* — *194.* — *1907.*

Krauss. — Ueber Eiweisskristalloïde in der Epidermis von *Polypodium ireoides* — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — *1872.*

Krjatchenko-Douze. — De l'activité des chondriosomes pendant le développement des grains de pollen et des cellules nourricières du pollen dans *Lilium croceum.* — *Rev. gén. de Bot.* — *1925.*

Kruch (D.). — Appunti sullo sviluppo degli organi sessuali e sulla fecondazione della *Riella Clausonis* Let. — *Malpighia.* — 4. — *403-423.* — *1890.*

— Sui cristalloidi della *Phytolacca abyssinica.* — *Att. R. Ac. dei Lincei.* — *1896.*

Krueger. — Untersuchungen über Mesekret und Autoplastensekret. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — *1921.*

Kruger (Fr.). — Beitrag zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Albugo candida* und *Peronospora Ficariæ.* — *Bakt. Centralbl.* ; *II*te *Abt.* — 27. — *186-205.* — *1910.*

Kruis (K.). — Mikrophotographien der Strukturen lebender Organismen, insbesondere der Bakterien, mit ultraviolettem Licht. — *A. Sc. Bohem.* — *1913.*

Krupko (S.). — Les plastides et le chondriome pendant la gonogenèse dans *Gagea lutea.* — *Acta Societatis Botanicorum Poloniae.* — *1926.*

— Le vacuome de *Blepharospora Nicotianae.* — *C. R. Soc. Biol.* — *1930.*

Kuckuck (P.). — Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. *10.* Neue Untersuchungen über *Nemoderma* Schousbœ. *11.* Die Fortpflanzung der Phœosporeen. — *Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland.* — *N. F.* 5. — *119-205.* — *1912.*

Kühn (E.). — Die Beziehungen der Chromocentren zur Chromosomenbildung. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *47.* — *420-420.* — *1929.*

Kühne (W.). — Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. *1884.*

Künstler. — De la constitution du protoplasma. — *Bull. Scient. du Nord.* — *1882.*

Künstler et Busquet. — Recherches sur les grains rouges. — *C. R. Ac. Sc.* — *1897.*

— Sur la valeur du corps central des Bactéries. — *C. R. A. Sc.* — *1897.*

Künstler et Gineste. — *C. R. Assoc. Anatomistes.* — *Toulouse.* — *1904.*

Kurssanow (L.). — Ueber die Teilung der Kerne bei *Vaucheria.* — *Biol. Zeitschr. (Moscou).* — 2. — *13-26.* — *1911.*

— Ueber Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema.* — *Flora. N. F. IV.* — 104. — *65-84.* — *1911.*

— Sur les Urédinées à écidies réitérées. — *Journ. Soc. Bot. de Russie.* — I. — *76-91.* — *1916.*

— Recherches morphologiques et cytologiques sur les Urédinées. — *Bull. Soc. des Naturalistes de Moscou.* — *N. S.*, 31. — *1-139.* — *IV Pl.* — *1917.*

Kurssanow (L.) et Schemakhanowa (N. M.). — Sur la succession des phases chez les Algues vertes. Le cycle du développement du *Chlorochytrium Lemnae* Cohn. — *Russ. Arch. f. Protist.* — 6. — *1927.*

Küster (E.). — Die Ölkörper der Lebermoose und ihre Verhältnisse zu den Elaioplasten. — *Diss. Basel.* — *1894.*

Küster (E.). — Zur Kenntnis der Bierhefe. — *Biol. Centr. — 1899.*
— Pathologische Pflanzenanatomie. — *G. Fischer, Iena, 1907.*
— Beiträge zur Kenntnis der Plasmolyse. — *Protoplasma. — 1926.*
— Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Chloroplasten. — *Protoplasma, 1927.*
— Ueber die Gewinnung nakter Protoplasten. — *Protoplasma. — 1927.*
— Ueber Vitalfärbung der Pflanzenzellen. — *Zeitsch. f. wiss. Mik. und Mik. Rech. — 1928.*
Kuwada (Y.). — A cytological study of *Oryza sativa* L. — *Bot. Mag. Tokyo. — 24. — 267-281. — 1910.*
— On the so-called longitudinal split of chromosomes in the telophase. — *Bot. Mag. Tokyo. — 58. — 99-105. — 1921.*
— On the spiral structure of the chromosomes. — *Bot. Mag. Tokyo. — 41. — 100-109. — 1927.*
— Model experiments with floating magnets and some theoretical considerations on the problem. — *Mem. of the Coll. of Sc., Kyoto Imp. Univ. — Ser. B. — 4. — 199-264. — 1929.*
Kylin (H.). — Ueber die Inhaltskörper der Fucoïden. — *Arch. f. Bot. — 11. — 1912.*
— Zur Biochemie der Meeresalgen. — *Zeitschr. f. phys. Chem. — 83. — 171. — 1913.*
— Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Rhodomela virgata. — Svensk bot. Tidskr. — 8. — 33-69. — 1914.*
— Ueber die Blasenzellen einiger Florideen und ihre Beziehung zur Abspaltung von Jod. — *Ark. för Bot. — 14. — 1-13. — 1915.*
— Untersuchungen über die Biochemie der Meeresalgen. — *Zeit. f. physiol. Chemie. — 94. — 337. — 1915.*
— Ueber den Bau der Spermatozoïden der Fucaceen. — *Ber. d. d. bot. Ges. 34. — 194-202. — 1916.*
— Die Entwicklungsgeschichte von *Griffithsia corallina* (Lightf.) Ag. — *Zeitschr. f. Bot. — 8. — 97-123. — 1916.*
— Ueber den Generationswechsel bei *Laminaria digitata. — Svensk bot. Tidskr. — 10. — 551-561. — 1916.*
— Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Batrachospermum moniliforme. — Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. — 35. — 155-164. — 1917.*
— Ueber die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung der Tilopterideen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges. — 35. — 298-310. — 1917.*
— Studien zur Entwicklungsgeschichte der Phœophyceen. — *Svensk bot. Tidskr. — 12. — 1-64. — 1918.*
— Ueber die Fucosanblasen der Pheophyceen. — *Ber. d. d. bot. Ges. — 36. — 10. — 1918.*
— Weitere Beiträge zur Biochemie der Meeresalgen. — *Zeitschr. f. physiol. Chem. — 101. — 236. — 1918.*
— Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. — *Kgl. Svensk Vetensk. Apskad. Handl. — 63. — 3-139. — 1923.*
— Ueber die Blasenzellen der Florideen. — *Botaniska Notiser. Lund. — 275-285. — 1927.*
— Ueber *Falkenbergia Hillebrandii* und ihre Beziehung zur Abspaltung von Jod. — *Botaniska Notiser, Lund. — 233-254. — 1928.*
Lacassagne (A.) et Holweck (F.). — Les qualités qu'offre *Polytoma uvella*

pour l'étude de la radiosensibilité cellulaire. — *C. R. Soc. de Biol.* — 107. — *120.* — *1931.*

Lacassagne (A.) et Monod (O.). — Les caryocinèses atypiques provoquées dans les cellules cancéreuses par les rayons X et γ et leur rôle dans la régression des tumeurs malignes irradiées. — *Arch. fr. de Path. gén. et exp. et d'Anat. path.* — 1. — *32 p.* — *1922.*

Lachertowa. — Sur la nature des enclaves protéiques des Vauchéries. — *Acta Soc. Bot. Poloniae.* — *1927.*

Lagerberg (T.). — Ueber die präsynaptische und synaptische Entwicklung der Kerne in den Embryosackmutterzellen von *Adoxa moschatellina*. — *Bot. Stud. Kjellman, Uppsala.* — *80-88.* — *1906.*

— Studien ueber die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina* L. — *Kung. Sv. Vet. Akad. Handl.* — 44. — *41-86.* — *1909.*

Laguesse. — Méthode de coloration vitale des chondriosomes par le vert Janus. *C. R. Soc. Biol.* — *1912.*

— Mitochondries et symbiotes. — *C. R. Soc. Biol.* — 72. — *337.* — *1919.*

Laguesse et Debeyre. — Sur les formes des chondriosomes dans quelques glandes salivaires par le vert Janus. — *C. R. Soc. Biol.* — *1912.*

Lallemend (Mme). — Etude cytologique de l'action des rayons X sur les racines d'*Allium Cepa*. — *Bull. Soc. Bot. Fr.* — *1928.*

Land (W. J. G.). — Double fertilization in Compositae. — *Bot. Gaz.* — 30. — *252-260.* — *1900.*

— Fertilization and embryogeny in *Ephedra trifurca*. — *Bot. Gaz.* — 44. — *273-292.* — *1907.*

Lapicque (L.). — Paillettes scintillantes dans le protoplasme des Spirogyres. — *C. R. Soc. biol.* — *1922.*

— Sur les corpuscules qui montrent l'agitation protoplasmique dans les Spirogyres. — *C. R. Soc. biol.* — *1922.*

— La cellule est-elle enveloppée d'une membrane semi-perméable ? — *Ann. Physiol. et Ph. Chim. biol.* — 1. — *85.* — *1925.*

— Les échanges de liquides : Echanges cellulaires. — *Cours publié par Cherbuliez.* — *Gauthier-Villars.* — *1926.*

— Les échanges de liquides. — Donnée de Chimie physique. — *Cours publié par Cherbuliez. Gauthier-Villars.* — *1926.*

— Sur l'état physique des constituants cellulaires. — *C. R. Soc. biol.* — *1929.*

— L'irritabilité protoplasmique et le système nerveux. — *Cours publié par D. Kœhler.* — *Guillon éd.* — *1929-1930.*

Lapicque (M. et Mme). — Excitabilité électrique des chromatophores des Spirogyres. — *C. R. Soc. Biol.* — *1922.*

Lapicque et Kermorgand. — Acidification par l'asphyxie chez les Spirogyres. Réactions morphologiques consécutives. — *C. R. Soc. Biol.* — *1923.*

Laughlin (H. H.). — Duration of the several mitotic stages in the dividing root-tip cells. — *Carnegie Inst. Washington, Publ. N° 265.* — *48 p.* — *1919.*

Laurent et Marchal. — Recherches sur la synthèse des substances albuminoïdes par les Végétaux. — *Bruxelles.* — *1903.*

Lauterborn (R.). — Untersuchungen über Bau, Kernteilung, und Bewegung der Diatomeen. — *Leipzig.* — *1896.*

Laveran (A.) et Mesnil (F.). — Sur la morphologie et la systématique des Flagellés à membrane ondulante (genres *Trypanosoma* Gruby et *Trichomonas* Donné). — *C. R. Ac. des Sc.* — 133. — *131.* — *1901.*

Lavialle. — Sur la nutrition du sac embryonnaire de *Knautia arvensis.* — *C. R. Ac. Sc.* — *1925.*

Leblond (É.). — Recherches sur la morphologie et la cinétique de quelques biocolloïdes. — *Bull. biol. Fr. et Belgique.* — *1928.*

Le Breton (Mlle Eliane). — Mitochondries et ferments protéolytiques. Examen de l'hypothèse de Robertson-Martson. — *Arch. de Biologie.* — 42. — *349.* — *1931.*

Le Breton (Eliane) et Schaeffer (G.). — Variations biochimiques du rapport nucléo-plasmatique au cours du développement embryonnaire. — *Trav. Inst. de Physiol. Fac. de Méd. de Strasbourg.* — *Paris.* — *Masson. 1923.*

Lechartier et Bellamy. — Etude des gaz produits par les fruits. — *C. R. Acad. Sc.* — 69. — *1869.*

— De la fermentation des fruits. — *C. R. Acad. Sc.* — 81. — *1129. 1875.*

Le Dantec (F.). — Traité de Biologie. — *Paris.* — *1903.*

Leeuwen-Rijnvaan (J. et W. van). — Ueber eine zweifache Reduktion bei der Bildung der Geschlechtszellen und darauf folgende Befruchtung mittels zwei Spermatozoïden und über die Individualität der Chromosomen bei einigen *Polytrichum-* Arten. — *Recueil Trav. Bot. néerlandais.* — 4. — *177-200.* — *1907.*

— Ueber die Spermatogenese der Moose, speziell mit Berücksichtigung der Zentrozomen- und Reduktionsteilungsfragen. — *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.* — 26. — *301-308.* — *1908.*

Legendre (R.). — La concentration en ions hydrogène de l'eau de mer. — *Presses universitaires de France.* — Paris, — *1925.*

Léger (L.) et Duboscq (O.). — *Solenococcidium intermedium* Lég. et Dub. et la systématique des Sporozoaires. — *Arch. de Zool. exp. et gén.* — 45. — *187-238.* — *1910.*

Lehfeldt (W.). — Ueber die Enstehung des Paarkernmyzels bei heterothallischen Basidiomyzeten. — *Hedwigia.* — 64. — *13-51.* — *1923.*

Leliveld (J. A.). — Some remarks on the Cytology of Oe*nothera.* — *Rec. trav. bot. néerl.* — 25 *a.* — *237-243.* — *1928.*

Lenoir (M.). — Note de technique cytologique. Une manipulation de travaux pratiques sur les mitchondries. — *Rev. gén. de Bot.* — *1926.*

— Evolution des chromatines ; leurs rapports entre elles et avec la cinèse. — *Arch. Morph. exp. et gén.* — 26. — *1-207.* — *1926.*

Leontjew. — Ueber das spezifische Gewicht der Protoplasma. — *Protoplasma.* — *1927.*

Lepeschkine (W. W.). — Ueber die Struktur der Protoplasma. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1911.*

— The constanz of the living substanz. — *Studies f. Plant Physiol. Lab. Prague.* — *1923.*

— Ueber die chemische Zusammensetzung der Protoplasma des Plasmodium. — *Ber. d. d. Bot. Ges.* — *1923.*

— Kolloïdchemie der Protoplasma. — *Berlin.* — *Ed. Springer.* — *1924.*

— Ueber metabolisirte Schichten der Protoplasma der Pflanzenzellen. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1926.*

— Ueber das Protoplasma und die Chloroplasten von *Bryopsis plumosa*. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1926.*

— Zur Biophysik der niederen Organismen. — *Z. f. vergl. Physiol.*— *1928.*

Lesley (J. W.). — A cytological and genetical study of progenies of triploid tomatoes. — *Genetics.* — 13. — *1-43.* — *1928.*

Lesley (M. M.). — Chromosomal chimeras in the tomato. — *Americ. Natur.* — 59. — *570-574.* — *1925.*

— Maturation in diploid and triploid tomatoes. — *Genetics.* — 11. — *267-279.* — *1926.*

Lesley (M. M.) et Frost (H. B.). — Two extreme small *Matthiola* plants ; a haploid with one and a diploid with two additional chromosome fragments. — *Americ. Natur.* — 62. — *22-33.* — *1928.*

Le Touzé. — Contribution à l'étude histologique des Fucacées. — *Rev. gén. bot.* — *1912.*

Levi (G.). — La costituzione del protoplasma nella cellula vivente. — *Atti R. Acad. Lincei.* — *1916.*

— La costituzione del protoplasma studiata su cellule vivente coltivate *in vitro*. — *Arch. di Fisiol.* — 14. — *7916.*

— Nuovi studi su cellule coltivate *in vitro*. — *Arch. It. di Anat. e di Embr.* — 16. — *423.* — *599.* — *1919.*

— Condriosomi e simbioti. — *Monit. Zool. Italiauo.* — 33. — *99-118.* — *1022.*

— L'instabilita di forma del condrioma nelle cellule viventi. — *Monit. Zool. Italiano.* — 35. — *33-41.* — *1924.*

— La structure du cytoplasme des cellules des Métazoaires. — *C. R. Ass. Anat.* — *Turin.* — *1925.*

Levine (M.). — Studies in the cytology of the Hymenomycetes, especially. the Boleti. — *Bull. of the Torrey bot. Club.* — 40. — *137-181.* — *1913.*

— Somatic and reduction division in certain species of *Drosera*. — *Mem. of the New-York Bot. Gard.* — *6.* — *125-147.* — *1916.*

Lewis (J. F.). — The life-history of *Griffithsia Bornetiana*. — *Ann. of Bot.* — 13. — *639-690.* — *1909.*

— Alternation of generations in certain Florideae. — *Bot. Gaz.* — 53. — *236-242.* — *1912.*

Lewis (M. R.). — Reversible gelation in living cells. — *J. Hopk. Hosp. Bull.* — 34. — *373.* — *1923.*

Lewis (W.H.) et Lewis (M. R.). — Mitochondria and other cytoplasmic structure in tissue cultures. — *The Amer. Journ. of Anat.* — *1915.*

— Behavior of cells in tissue culture . — *In* E. V. Cowdry, *General Cytology.* — *383-447.* — *Chicago University Press.* — *1924.*

Lewitsky (G.). — Ueber die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1911.*

— Vergleichende Untersuchungen über die Chondriosomen in lebenden und fixierten Pflanzellen. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1911.*

— Die Chloroplastenanlagen in lebenden und fixierten Blättern von *Elodea* — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1912.*

— Die Chondriosomen als Sekretbildner bei den Pilzen. — *Ber. d. d. Bot. Ges.* — *1913.*

— Ueber die Chondriosomen bei den Myxomyceten. — *Zeitsch. f. Bot.* — 16. — *65-90.* — *1924.*

Lewitsky (G.). — Sur les chondriosomes au cours de la gonogenèse d'*Equisetum palustre*. — *Arch. f. wiss. Bot.* — *1925.*

Lidforss (B.). — Ueber eigenartige Inhaltskörper bei *Potamogeton prelongus*. — *Bot. Zbl.* — *1891.*

Li Koue Tchang. — Sur quelques faits particuliers de l'évolution des plastes dans les graines de Légumineuses. — *C. R. Soc. biol.* — *1923* ; *et Bull. Soc. bot. Fr.* — *1924.*

— L'origine des inclusions graisseuses chez quelques Algues. *C. R. Soc. biol.* — *1924.*

Lillie (R.). — On the oxydation properties of the cell nucleus. — *Amer. Journ. Physiol.* — 7. — *1902.*

Lindfors (Th.). — Studien über den Entwicklungsverlauf bei einigen Rostpilzen aus zytologischen und anatomischen Gesichtspunkten. — *Svensk botanisk Tidskrift.* — 18. — *1-84.* — V *Pl.* — *1924.*

Lippmaa. — Die Anthocyanophore der *Erythraea*-Arten. — *Beih. z. Bot. Centr.* — *1926.*

— Sur la formation des chromoplastes chez quelques Phanérogames. — *C. R. Ac. Sc* — *1926.*

Litardière (R. de). — Les phénomènes de la cinèse somatique dans le méristème radiculaire de quelques Polydiacées. — *C. R. Ac. des Sc.* — 154. — *1097.* — *1912.*

— Sur les phénomènes de la métaphase, de l'anaphase et de la télophase dans la cinèse somatique du *Hyacinthus orientalis*. — *Bull. Soc. Bot. de Fr.* — 60. — *216-219.* — *1913.*

— Remarques au sujet de quelques processus chromosomiques dans les noyaux du *Podophyllum peltatum*. — *C. R. Ac. des Sc.* — 172. — *1066.* — *1921.*

— Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées. — *La Cellule.* — 31. — *253-473.* — *1921.*

— Note à propos du nombre des chromosomes chez le *Senecio vulgaris* L. — *Bull. Soc. Bot. de Fr.* — 69. — *20-21.* — *1922.*

— Sur l'insertion fusoriale des chromosomes somatiques. — *Bull. Soc. Bot. de Fr.* — 70. — *193-197.* — *1923.*

— Les anomalies de la caryocinèse somatique chez *Spinacia oleracea* L. — *Rev. gén. de Bot.* — 35. — *369-381.* — *1923.*

— Sur l'existence de figures didiploïdes dans le méristème radiculaire du *Cannabis sativa* L. — *La Cellule.* — 35. — *21-25.* — *1925.*

— Le phénomène de *cytomyxis* dans les microsporocytes de *Podophyllum peltatum*. — *C. R. Ac. des Sc.* — 180. — *1771.* — *1925.*

— Les diverses étapes de l'agonie des noyaux sous l'influence d'une température élevée. — *C. R. Soc. de Biol.* — 92. — *1925.*

Ljungdahl (H.). — Zur Zytologie der Gattung *Papaver*. — *Svensk bot. Tidskr.* — 16. — *279-291.* — *1922.*

— Ueber die Herkunft der in der Meiosis konjugierenden Chromosomen bei *Papaver*-Hybriden. — *Svensk bot. Tidskr.* — 18. — *279-291.* — *1924.*

Lloyd (F. E.). — The tannin colloid complexes in the fruit of the persimmon *Diospyros*. — *Bioch. Bull.* — 1. — *8.* — *1910.*

— The mode occurrence of tanni in the living cell. — *Jour. Americ. Leather Chem. Assoc.* — *1922.*

— Some behaviors of *Vampyrella* and the response of *Spirogyra* to its attak. — *Michigan Ac. of Sc. Arts and Lett.* — *1926.*

Lloyd (F. E.). — The pulsatory rythme of the contractile vesicle in *Paramecium*. — *Mc. Gill Univ. Publications*. — *Montreal*. — *1929*.

— The problem of excretion with especial reference te the contractile vacuole. — *Proc. of the Intern. Congress of Plant Sciences*. — *1929*.

Loeb (J.). — Ueber den Temperatur Koeffizient für die Lebensdauer kaltblütiger Tiere und über die Ursache des natürlichen Todes. — *Arch. f. d. ges. Physiol*. — *1908*.

— La dynamique des phénomènes de la vie. — *Paris*. — *1908*.

— La conception mécanique de la vie, traduit par H. Mouton. — *Alcan*. — *1912*.

— Forced movements, tropism and animal conducts. *Monogr. exp. Biol. 1923*.

— Les protéines. — *Alcan*. — *1924*.

Loeb (J.) et Northrop. — Is there a temperature coefficient for the duration of life. — *Proc. of the nat. Ac. of Sc*. — *1916*.

Longley (A. E.). — Cytological studies in the genus *Rubus*. — *Amer. Journ. of Bot*. — 2. — *249-282*. — *1924*.

— Cytological studies in the genus *Crataegus*. — *Journ. of Bot*. — 2. — *295-317*. — *1924*.

Lotsy (J. P.). — Parthenogenesis bei *Gnetum Ula* Brong. — *Flora*. — 92. — *397-404*. — *1903*.

— Die X-Generation und die 2X-Generation. — *Biol. Centralbl*. — 25. — *97-117*. — *1905*.

Loui (Jutta von). — Fluorezenzmikroskopische und zytologische Untersuchungen über die Frage der Individualität der Plastiden *Planta/Arch. f. wiss. Bot*. — 12. — *191-238*. — *1930*

Loureau-Dessus (Mlle). — Quelques observations sur les mouvements protoplasmiques. — *C. R. Soc. Biol*. — *1928*.

Löw et Bokorny. — Zur Chemie der Proteosomen. — *Flora*. — *1892*.

Löwschine. — Myelinformen und Chondriosomen. — *Ber. d. d. bot. Ges*. — *1913*.

— Vergleichende experimental cytologische Untersuchungen über Mitochondrien in Blättern der höheren Pflanzen. — *Ber. d. d. bot. Ges*. — *1914*.

— Zur Frage über die Bildung der Anthocyan in Blättern der *Rosa*. — *Ber. d. d. Bot. Ges*. — *1914*.

Lubimenko (V.). — Recherches sur les pigments de chloroleucites. — *C. R. Ac. Sc*. — *1912*.

— Quelques recherches sur la lycopine et sur ses rapports avec la chlorophylle. — *Rev. g. bot*. — *1914*.

— De l'état de la chlorophylle dans les plantes. — *C. R. Ac. Sc*. — *1921*.

— Recherches sur les pigments des plastes et sur la phososynthèse. La physiologie des plastes. — *Rev. gén. bot*. — *1926*.

Lublinerowa (K.). — Ueber die Plastiden in der Eizelle von *Podophyllum pellatum*. — *Acta Soc. bot. Polon*. — *1925*.

Ludkte. — Beiträge zur Kenntnis der Aleuronkörner. — *Jahr. f. wiss. bot*. — *1889*.

Luelmo. — Algunas observaciones sobre el apparato de Golgi en la plantula del Garbazo. — *Bot. R. Soc. Esp. Hist. nat*. — *Madrid*. — *1923*.

Lumière (A.). — Sur les colorations vitales et l'immunité des granules micellaires. — *Bull. histol. appl. à la physiol. et la path*. — *1925*.

Lumière (A.). — Colloïdes et micelloïdes. — *Rev. Scient.* — 64. — *1931.*

Luna (E.). — Ricerche sulla biologia dei condriosomi. — *Arch. f. Zellf.* — 9. — *1914.*

— Protoplasmastruktur. — *Arch. f. Zellf.* — *1914.*

Lundegardh (H.). — Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungs-hypothesen Ueber Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von *Vicia Faba.* — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 48. — *285-378.* — *1910.*

— Über Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium Cepa* und *Vicia Faba.* — *Svensk Bot. Tidskr.* — 4. — *174-196.* — *1910.*

— Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Uutersuchungen an lebendem Material. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 51. — *236-282.* — *1912.*

— Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. — *Arch. f. Zellforsch.* — 9 .— *205-331.* — *1912.*

— Chromosomen, Nukleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese.— *Cohn's Beitr. Biol. Pfl.* — 11. — *373-542.* — *1912.*

Lundström. — Ueber farblose Ölplastiden und die biologische Bedeutung der Oeltropfen gewisser *Potamogeton*-Arten. — *Bot. Zbl.* — *177.*

Lutman (B. F.). — The cell structure of *Closterium Ehrenbergii* and *Closterium moniliferum.* — *Bot. Gaz.* — 49. — *241-256.* — *1910.*

— Cell and nuclear division in *Closterium.* — *Bot. Gaz.* — *401-430.* — *1911.*

Lutz (A. M.). — A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana* and one of its mutants *Oe. gigas.* — *Science, N. S.* — 26. — *151. 152.* — *1907.*

— Chromosomes of the somatic cells of the *Oenothera.* — *Science, N. S.* — 27. — *335.* — *1908.*

— Triploid mutants in *Oenothera.* — *Biol. Centralbl.* — 32. — *385-435.* — *1912.*

— Fifteen and sixteen-chromosome *Oenothera*-mutants. — *Amer. Journ. of Bot.* — 4. — *53-111.* — *1917.*

Lutz (L.). — Sur le rôle biologique du tanin dans la cellule végétale. — *Bull. Soc. bot. Fr.* — *1928.*

Luxembourg (Mme A.). — Recherches cytologiques sur les grains de pollen chez les Malvacées. — *Bull. Acad. Polonaise des Sciences et Lettres. Série B. Sc. nat.* — *1927.*

Lwoff (A.). — Recherches biochimiques sur la nutrition des Protozoaires. Le pouvoir de synthèse. — *Monogr. de l'Inst. Pasteur, Masson, édit., 1932.*

Lwoff (A. et L.). — Recherches morphologiques sur *Leptomonas Ctenocephali* Fanth. Remarques sur l'appareil parabasal. — *Bull. Biol. de la Fr. et de la Belg.* — 45. — *170-215.* — *1931.*

Lyon (H. L.). — The embryogeny of *Ginkgo.* — *Minn. Bot. Studies.* — 3. — *275-290.* — *1904.*

Ma (R. M.). — The chloroplasts of *Isoetes melanopoda.* — *Am. Journ. of Bot.* — 15. — *227.* — *1928.*

Mc Allister (R.). — On the cytology and embryology of *Smilacina racemosa.* — *Trans. Wisc. Acad. of Sc. Arts and Lett.* — 17. — *599-600.* — *1913.*

— Nuclear division in *Tetraspora* lubrica. — *Ann. of bot.* — 27. — *681.* — *1913.*

Mc Allister (R.). — The pyrenoïds of *Anthoceros* and *Notothylas* with special reference to their presence in spore mother-cells. — *Am. Journ. of Bot.* — XIV. — *1927.*

Macheboeuf. — Recherches sur les lipides, les stérides et les protéides du sérum et du plasma sanguin. — *Thèse doctorat ès sciences. — Sorbonne. — 1928.*

Mac Lean (R. C.). — Amitosis in the parenchyma of waters-plants. — *Proc. of the Cambridge Phil. Soc.* — 17 — *380-382.* — *1914.*

Mac Phee (H. C.). — Meiotic cytokinesis in *Cannabis.* — *Bot. Gaz.* — 78. — *335-341.* — *1924.*

Maggi. — La mielina nella diffluenza degli Infusori. — *R. Ist. Lomb. Sc. Lett.* — *1876.*

Maige (A.). — Sur la formation des chromosomes hétérotypiques chez l'*Asphodelus microcarpus.* — *C. R. Acad. Sc.* — 149. — *1909.*

— Remarques au sujet de la formation et de la digestion de l'amidon dans les cellules végétales. — *C. R. Ac. Sc.* — *1923.*

— Excitabilité amylogène et évolution des plastes dans l'embryon de Haricot. — *C. R. Ac. Sc.* — *1924.*

— Variation du seuil de condensation amylogène avec la turgescence de la cellule. — *C. R. Soc. Biol.* — XC. — *1415.* — *1924.*

— Evolution de l'excitabilité amylogène des plastes dans les cellules à réserve d'amidon. — *C. R. Ac. Sc.* — *1924.*

— Les divers stades de la condensation amylogène. — *C. R. Ac. Sc.* — *1924.*

— Réaction amylogène uniloculaire ou pluriloculaire des plastes. — *C. R. Ac. Sc.* — *1925.*

— Variation du seuil de condensation amylogène de diverses cellules de la plantule. — *C. R. Ac. Sc.* — *1925.*

— Evolution et verdissement des plastes dans les cellules cotylédonaires de diverses Légumineuses pendant la germination. — *C. R. Ac. Sc.* — *1925.*

— Méthodes diverses d'appréciation du niveau du seuil de condensation amylogène. — *C. R. Ac. Sc.* — *1925.*

— Remarques au sujet de la persistance de l'écorce plastidale autour des grains d'amidon. — *C. R. Soc. biol.* — *1926.*

— Observations sur la digestion de l'amidon dans les cellules cotylédonaires de diverses Légumineuses. — *C. R. Soc. Biol.* — *1926.*

— Observations sur l'amylogenèse dans les cotylédons du Pois. — *C. R. Ac. Sc.* — *1926.*

— Alimentation hydrocarbonée de la cellule et variations nucléaires et plastidales. — *La Cellule.* — *1925.*

— Observations sur les phénomènes de chloroplastidogenèse et la régression plastidogène dans les cotylédons de diverses Légumineuses. — *C. R. Ac. Sc.* — *1927.*

— Observations physiologiques des plastes amylogènes dans les cotylédons de Légumineuses. — *C. R. Ac. Sc.* — *1927.*

— Conditions physiologiques de la réaction amylogène uniloculaire ou pluriloculaire des plastes. — *C. R. Ac. Sc.* — *1928.*

— Observations sur les divers modes de digestion des grains d'amidon dans les cellules végétales. — *C. R. Ac. Sc.* — *1927.*

— Remarques au sujet du mécanisme physico-chimique de la condensation amylacée. — *C. R. Ac. Sc.* — 193. — *602.* — *1931.*

MAIRE (R.). — Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. — *Bull. Soc. Myc. de Fr.* — 18 (*Supplément*). — *210 p.* VIII *Pl.* — *1902.*

— La mitose hétérotypique chez les Ascomycètes. — *C. R. Ac. des Sc.* — 149. — *950.* — *1905.*

— Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes. — *Annales Mycologici.* — 3. — *123-154.* — *1905.*

MAIRE (R.) et TISON (A.). — La cytologie des Plasmodiophoracées du groupe des Phytomyxinées. — *Annales Mycologici.* — 7. — *226-253.* — *1909.*

— Nouvelles recherches sur les Plasmodiophoracées. — *Annales Mycologici.* — 9. — *226-246.* — *1911.*

MANGENOT (G.). — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Algues. — *Arch. Morph. gén. et exp.* — fasc. *9.* — *325 p.* — *1922.*

— Note sur la cytologie des Laminaires. — *C. R. Soc. biol.* — *1923.*

— Sur l'amidon des Floridées. — *C. R. Ac. Sc.* — *1923.*

— Sur les communications protoplasmiques dans l'appareil sporogène de quelques Floridées. — *Rev. Algol.* — 1. — *376-421.* — *1924.*

— Sur le mode de formation des grains d'amidon dans les laticifères des Euphorbiacées. — *C. R. Ac. Sc.* — *180.* — *157.* — *1925.*

— A propos de la signification du stigma des Euglènes. — *C. R. Soc. de Biol.* — 94. — *577.* — *1926.*

— Communications intercellulaires et synapses. — *Bull. d'Hist. appl.* — 3. — *18 p.* — *1926.*

— Sur la présence des vacuoles spécialisées dans les cellules de certains Végétaux. — *C. R. Soc. biol.* — *97.* — *342.* — *1927.*

— Sur la localisation des iodures dans les cellules des Algues. — *Bull. Soc. Bot. de Fr.* — 75. — *519-540.* — *1928.*

— Sur la localisation cytologique des peroxydases et des oxydases. — *C. R. Ac. Sc.* — *186.* — *710.* — *1928.*

— Sur les phénomènes dits d'aggrégation et la disposition des vacuoles dans les cellules conductrices. — *C. R. Ac. Sc. 188.* — *1431.* — *1929.*

— Sur les phénomènes de fragmentation vacuolaire dits « d'aggrégation ». — *Arch. anat. micr.* — 25. — *507-518.* — *1929.*

— Sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Spirogyres. — *C. R. Soc. biol.* — 101. — *663.* — *1929.*

— Action de la caféine sur la cellule des Spirogyres. — *C. R. Soc. de Biol.* — 101. — *746.* — *1929.*

— Données morphologiques sur la matière vivante. — *Guillon éd., Paris, 1930.*

— A propos de la communication de M. Defer, relative aux grains de fucosane. — *Bull. Soc. bot. Fr.* — 77. — *1930.* — *366-369.*

MANGENOT (G.) et EMBERGER (L.). — Sur les mitochondries dans les cellules animales et végétales. — *C. R. Soc. Biol.* — 83. — *418.* — *1920.*

MANGENOT (G.) et NARDI (R.). — Les plastes d'*Acetabularia mediterranea* Lamour. *Travaux cryptogamiques dédiés à Louis Mangin.* — *Paris.* — *1931.*

MANGIN (L.). — Recherches sur la distribution des composés pectiques chez les Végétaux. — *Journ. de Bot.* — 5. — *1891.* — 6. — *1892.* — 7. — *1893.*

— Observations sur la présence de la callose chez les Phanérogames. — *Bull. Soc. Bot. de Fr.* — *260.* — *1892.*

MANGIN (L.). — Sur l'emploi du rouge de ruthénium en anatomie végétale. — *C. R. Ac. des Sc.* — 116. — *653.* — *1893.*

— Recherches anatomiques sur les Péronosporées. — *Bull. Soc. d'Hist. nat. d'Autun.* — 8. — *56 p.* — *1895.*

— Observations sur les Diatomées. — *Ann. des Sc. Nat. Bot.* — 8. — *177.* — *1908.*

— Sur la constitution de la membrane chez les Diatomées. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 146. — *770.* — *1908.*

— Nouvelles observations sur la callose. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 151. — *279.* — *1910.*

MANN (Margaret C.). — Chromosome Number and Individuality in the genus *Crepis.* — *Univ. of California Public. in Agric. Sc.* — 2. — *297.* — *1925.*

MANN. — Définition, structure et composition du protoplasme. *Xe Congrès intern. Médecine.* — *Lisbonne.* — *1903.*

MAQUENNE (L.). — Les sucres et leurs principaux dérivés. — *Paris.* — *1900.*

— Sur le mécanisme de la respiration végétale. — *C. R. Acad. Sc.* — 119. — *697.* — *1894.*

— Sur la respiration des feuilles. — *C. R. Acad. Sc.* CXIX. — *100.* — *1894.*

MAQUENNE (L.). et DEMOUSSY (E.). — Nouvelles recherches sur les échanges gazeux des plantes avec l'asmosphère. — *Paris.* — *1913.*

MARCHAL (Em.). — Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale. — *Mém. Ac. Roy. de Belg.* — *Cl. d. Sc.* — 4. — *1-108.* — *1920.*

MARCHAL (El. et Em.). — Aposporie et sexualité chez les Mousses. III. — *Bull. Ac. Roy. de Belg., Cl. des Sc.* — *750-778.* — *1911.*

MARCHAND (H.). — La conjugaison des spores chez les Levures. — *Rev. gén. de Bot.* — 25. — *207-222.* — *1913.*

MARCHLEWSKI. — Schlussbemerkungen zur Arbeit von Bode und Kohl über Chlorophyll. — *Jour. of prakt. Chemie.* — *1900.*

MARINESCO. — Sur la structure colloïdale des cellules nerveuses et ses variations à l'état normal et pathologique. — *Rapport au 3e Congrès intern. de neurologie et psychiatrie.* — *Gand.* — *1913.*

— Recherches sur le rôle des ferments oxydants dans le mécanisme de la thermogenèse et de la fièvre. — *Presse médicale.* — *1923.*

MARTENS (P.). — Le cycle du chromosome somatique dans les Phanérogames. I. *Paris quadrifolia* L. — *La Cellule.* — 32. — *333-428.* — *1922.*

— Le cycle du chromosome somatique dans les Phanérogames. II. *Listera ovata.* — *La Cellule.* — 36. — *127-214.* — *1924.*

— Le cycle du chromosome somatique dans les Phanérogames. III. Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. — *La Cellule.* — 38. — *69-174.* — *1927.*

— La structure nucléaire et chromosomique de la cellule vivante et de la cellule fixée. — *Bull. d'Hist. appl. à la Physiol.* — *1928.*

— Nouvelles recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. — *La Cellule.* — 39. — *169-216.* — *1929.*

MARTENS (P.) et CHAMBERS (R.) — Etudes de microdissection. Les poils staminaux de *Tradescantia.* — *La Cellule.* — 41. — *131.* — *1932.*

MARX et VOITHE. — Ein Verfahren zur Virulenzbestimmung der Bakterien. — *Arbeiten aus der Vgl. Chir. Klin. — Berlin — 1901.*

MASCRÉ (M.). — Recherches sur le développement de l'anthère chez les Solanacées. — *Thèse doct. Sciences. — Paris. — 1921.*

— Sur l'étamine des Borraginées. — *C. R. Ac. Sc.* — 175. — *987.* — *1922.*

— Sur les cellules à ferments des *Primula. — Bull. Soc. bot. Fr. — 70. — 1922.*

— Les cellules à anthocyane des pétales d'*Anagallis. — Bull. Soc. bot. Fr. — 1923.*

— Sur l'évolution de l'étamine des Commélinacées. — *Bull. Soc. bot. Fr.* — 72. — *1060. — 1925.*

— Sur le periplasmodium staminal des Commélinacées. — *C. R. Ac. Sc. — 1925.*

— Sur la fixation du chondriome de la cellule végétale. — *C. R. Ac. Sc. — 1927.*

— Action de quelques fixateurs sur le noyau de la cellule végétale. — *C. R. Ac. Sc. — 1927.*

— Sur le tapis staminal et le grain de pollen de l'*Arum maculatum. — C. R. Ac. Sc.* — 186. — *1642.* — *1928.*

— Nouvelles remarques sur la fixation du chondriome de la cellule végétale. — *C. R. Ac. Sc. — 1929.*

MASSART. — Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines. — *Arch. Biol. — 1889.*

— Sur le protoplasme des Schizophytes. — *Mém. couronné par l'Acad. Roy. de Belgique. — Bruxelles. — 1901.*

MARTINS MANO (Th.). — Nucléole et chromosomes dans le méristème radiculaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris. — La Cellule. —* 22. — *57-76. — 1905.*

— La microsporogenèse dans le *Funkia ovata. — Broteria, sér. Bot. —* 8. *— 1909.*

MATHÉ (Mlle). — Développement anatomique de l'albumen de Ricin. — *Bull. Soc. Hist. nat. Auvergne. — 1928.*

MATHEWS (A. P.). — Some general aspects of the chemistry of Cells. — *in E. V. Cowdry, General Cytology. — 15-95. — 1925.*

MATRUCHOT (L.). — Sur une structure particulière du protoplasme. — *Rev. g. bot. — 1900.*

MATRUCHOT (L.). et MOLLIARD (M.). — Action du gel sur les cellules végétales. — *Rev. g. bot. — 1902.*

— Variations de structure d'une Algue verte sous l'influence du milien nutritif. — *Rev. gén. de bot.* — 14. — *113. — 1902.*

— Recherches sur la fermentation propre. — *Rev. gén. de Bot.* — 15. — *193. — 1905.*

MAYER (A.). — Etudes ultramicroscopiques sur quelques colloïdes. — *C. R. Soc. Biol. — 1907.*

— Recherches sur les variations de l'équilibre cellulaire. — *C. R. Soc. biol. — 1914.*

— Remarques à propos de la note de L. Lapicque. — *C. R. Soc. Biol. — 1929.*

MAYER (André) et PLANTEFOL (L.). — Le pouvoir hydrogénant des tissus des Végétaux et de leurs constituants solubles. — *Ann. Physiol. et Ph.-Chim. biol. —* 4. — *297. — 1928.*

MAYER (André) et PLANTEFOL (L.). — Hydratation et respiration chez les Mousses. Hydratation et nature des phénomènes respiratoires. — *Ann. Physiol. et Ph.-Chim. biol.* — 1. — *361.* — *1925.*

— Hydratation et respiration chez les Mousses. — *Ann. Physiol. et Ph.-chim. biol.* — 1. — *239.* — *1925.*

— Recherches sur l'hydratation des Mousses par la vapeur d'eau. — *Ann. Physiol. et Ph-.Chim. biol.* — 1. — *64.* — *1925.*

MAYER (André), PLANTEFOL (L.) et WURMSER (R.). — Etude calorimétrique de l'hydratation des Mousses. — *Ann. Physiol. et Ph.-Chim. biol.* — 1. — *233.* — *1925.*

MAYER (A.). RATHERY et SCHAEFFER (J.). — Sur le protoplasma de la cellule hépatique. — *Journ. Physiol. Path. gén.* — *1910.*

— Les granulations ou mitochondries des cellules hépatiques. — *Journ. physiol. et path.* — 16. — *1914.*

— Action des fixateurs chromo-osmiques sur les lipoïdes des tissus. — *C. R. Soc. Biol.* — *1912.*

MAYER (A.). et SCHAEFER (J.). — Sur la structure des gels. Applications à l'étude de la constitution du protoplasme animal. — *C. R. Soc. Biol.* — *1908.*

— Une hypothèse de travail sur le rôle physiologique des mitochondries. — *C. R. Soc. Biol.* — *1913.*

— Recherches sur les constantes cellulaires. — *Journ. physiol. path. gén.* — *1914.*

— Teneur des cellules en eau. — *Journ. Physiol. et path. gén.* — *1914.*

MAYER (André) et WURMSER (R.). — Sur l'oxydabilité des corps organiques à la température ordinaire. — *Ann. Physiol. et Ph-.chim. biol.* — 2. — *329.* — *1926.*

MAXIMOV. — Ueber Chondriosomen in lebender Pflanzenzellen. — *Anat. Anzeiger.* — *1913.*

MAZÉ (P.). — Sur la transformation des matières grasses en sucres dans les graines oléagineuses en voie de germination. — *C. R. Acad. Sc.* — 134. — *309.* — *1902.*

MAZURKIEWICZ. (W). — L'analyse chimique de l'oléoleucite. — *C. R. Soc. Biol.* — *1926.*

— Les oléoleucites et les membranes des cellules. — *C. R. Soc. Biol.* — *1926.*

MENCL. — Bemerkungen über den Bau und Entwicklung der Bakterien. — *Centr. f. Bakt.* — *1900.*

— Cytologische Studien über die Bakterien der Prager Wasserleitung. — *Centr. f. Bak.* — *1905.*

— Nachträge zu den Strukturverhältnissen von *Bacterium Gammari.* — *Arch. f. Protist.* — *1907.*

— Ueber den Kern und seine Teilung bei Sarcinen und *Micrococcus ochraceus.* — *Arch. f. Prostist.* — *1908.*

— Die Bakterienkerne und die « cloisons transversales » Guilliermond's. — *Arch. f. Protist.* — *1909.*

— Die Kernäquivalent und Kerne bei *Azotobacter chroococcum* und seine Sporenbildung. — *Arch. f. Protist.* — *1914.*

MERESCHOWSKY. — Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis einer neuen Lehre von Entstehung der Organismen. — *Biol. Centr.* — *1910.*

MERRELL (W. D.). — A contribution to the life-history of *Silphium*. — *Bot. Gaz.* — 29. — *99-133.* — *1900.*

MERRIMAN (M. L.). — Vegetative cell division in *Allium*. — *Bot. Gaz.* — *37. 178-207.* — *1904.*

— Nuclear division in *Spirogyra*. II. Nuclear division in *Sp. bellis*. — *The bot. Gaz.* — 61. — *311-324.* — *1916.*

MERTON. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.* — *1908.*

MESNARD. — Recherches sur la formation des huiles grasses et des huiles essentielles dans les Végétaux. — *Thèse doct. ès sciences.* — *Sorbonne.* — *1894.*

MESNIL (F,). — Chromidies et questions connexes. — *Bull. Institut Pasteur.* — 3. — *313-322.* — *1905.*

MEUNIER (A.). — Le nucléole des *Spirogyra*. — *La Cellule.* — 3. — *333-407.* — *1888.*

MEURMAN (O.). — Ueber Chromosomenzahlen und Heterochromosomen be diözischen Phanerogamen. — *Soc. Scient. Fennica, Comm. Biol.* — 2. — *1-4.* — *1925.*

— The chromosome behaviour of some dioecious plants and their relatives with special reference to sex chromosomes. — *Soc. Scient. Fennica, Comm. Biol.* — 2. — *1-105.* — *1925.*

— Association and type of chromosomes in *Aucuba japonica*. — *Hereditas.* — 12. — *179-209.* — *1929.*

MEVES (Fr.). — Ueber das Vorkommen von Mitochondrien, Chondriosomen und Chondriomiten in Pflanzenzellen. — *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.* — *1904.*

— Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. — *Arch. f. mikr. Anat.* — *1908.*

— Die Chloroplastenbildung bei den höheren Pflanzen und die Allinante. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — *1916.*

— Historisch- kritische Untersuchungen über Plastosomen der Pflanzenzellen. — *Arch. mik. Anat.* — *1917.*

— Zur Kenntnis der Bau pflanzlicher Spermien. — *Arch. f. mik. Anat.* — *1918.*

— Ueber Umwandlung von Plastosomen in Sekretkügelchen nach Beobachtungen in Pflanzellen. — *Arch. mik. Anat.* — *1918.*

MEYER (Arthur). — Ueber die Struktur der Stärkekörner. — *Bot. Ztg.* — *1881.*

— Ueber die Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. — *Bot. Ztg.* — *1883.*

— Der Chlorophyllkorn, — *1883.*

— Die Bildung der Stärkekörner in den Laubblätten aus Zuckerarten, ... und Glycerin. — *Bot. Ztg.* — *1886.*

— Ueber Stärkekörner, welche sich mit Iod rot färben. — *B. d. deutsch. bot. Ges.* — 4. — *337.* — *1886.*

— Ueber die Kristalloïde und über die Stärkekörner. — Iena. — *1895.*

— Untersuchungen über die Stärkekörner. — Iena. — *1895.*

— Studien über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Bakterien. — *Flora.* — *1897.*

— Erstes mikroskopisches Praktikum. — Iena. — *1898.* — *Flora.* — *1899.*

— Orientierende Untersuchungen über Verbreitung und Chemie des Volutins. — *Bot. Ztg.* — *1904.*

MEYER (Arthur). — Ueber die Chondriosomen in pflanzenlichen Zellen. — *Ber. d. b. Ges.* — *1911.*

— Die Zelle der Bakterien. — *Iena.* — *1912.*

— Protoplasmastrukturen. — *Arch. f. Zellforsch.* — *1914.*

— Bemerkungen zur G. Lewitsky : Ueber die Chrondriosomen in pflanzlichen Zellen. — *Ber. d. d. Bot. Ges.* — *1916.*

— Die Allinante. Zugleich eine Antwort auf die Darstellung von Guilliermond. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1916.*

— Die biologische Bedeutung der Nukleolen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 35. — *333.* — *1917.*

— Die Allinante der Pflanzen und die Chondriosomen der Metazoen. — *Zool. Anz.* — *1916.*

— Morphologische und physiologische Analyse der Zelle. — Iena. — *1921.*

MEYER (K.). — The molecular structure of the cell-wall. — *The new Physiol.* — 30. — *1.* — *1931.*

MEYERHOF (O.). — Ueber den Einfluss des Sauerstoffs auf die alkoholische Gärung. — *Biochem. Zeitschr.* — 162. — *43.* — *1925.*

MEYERHOF (O.) et FINCKLE (P.). — Ueber die Beziehungen des Sauerstoffs zur Bakterien Milchsaüregärung. — *Chem. d. Zelle u. Gewebe.* — 12. — *157.* — *1925.*

MICHEL DURAND. — Recherches physiologiques sur les composés tanniques. — *Rev. gén. de Bot.* — 40. — *1928 et* 41. — *1929.*

MIEHE (H.). — Ueber die Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns. — *Flora.* — 88. — *105-142.* — *1901.*

MIELKE. — Ueber die Stellung der Gerbsäuren im Stoffwechsel. — *Bot. Centr.* — *1900.*

MIKOSCH. — Ueber die Entstehung der Chlorophyllkörner. — *Sitz. d. K. Ak. d. wiss. Wien.* — *1885.*

MILOVIDOV (P. F.). — Ueber einige neue Beobachtungen an den Lupinen Knöllchen. — *Centrabl. f. Bakt.* — *II*te *Abt.* — 68. — *333-345.* — *1926.*

— Sur la question de la double coloration des Bactéries et des chondriosomes. — *C. R. Soc. Biol.* — *1928.*

— Méthodes permettant la différenciation histologique des Bactéries symbiotes et des chondriosomes: — *Bull. Hist. appl. à la Physiologie.* — *1928.*

— Sur les méthodes de double coloration du chondriome et des grains d'amidon. — *Arch. Anat. micr.* — *1928.*

— Coloration différentielle des Bactéries et des chondriosomes. — *Arch. Anat. micr.* — *1928.*

— Sur la constitution chimique des chondriosomes et des plastes chez les Végétaux. — *C. R. Ac. Sc.* — *1928.*

— Influence de la centrifugation sur le chondriome et les Bactéries symbiotes. — *Arch. anat. micr.* — *1928.*

— Observations vitales sur l'altération du chondriome chez le *Saprolegnia* sous l'influence de divers facteurs externes. — *Rev. gén. de Bot.* — *41.* — *193.* — *1929.*

— Influence des rayons β et γ du radium sur les chondriosomes de la cellule végétale. — *Bull. de l'Ac. des Sciences de Bohême.* — *1929.*

— Influence du radium sur le chondriome des cellules végétales. — *Protoplasma.* — *1930.*

MILOVIDOV (P. F.). — Einfluss der Zentrifugierung auf das Vakuom. — *Protoplasma. — 1930.*

— Cytologische Untersuchungen an *Plasmodiophora Brassicae* Woron. — *Arch. f. Protistenk. — 73. — 1. — 46. — 1931.*

— La réaction nucléale de Feulgen chez quelques végétaux inférieurs. — *C. R. Soc. de Biol. — 109. — 170. — 1932.*

MIRANDE (M.). — Observation sur le vivant de la formation cytologique de l'anthocyane. — *C. R. Ac. Sc. — 1916.*

— Sur la métachromatine des Characées. — *C. R. Ac. Sc. — 1918.*

— Sur le chondriome, les chloroplastes et les corpuscules nucléaires des *Chara. — C. R. Ac. Sc. — 1919.*

— Sur la formation cytologique de l'amidon et de l'huile dans l'oogone de *Chara. — C. R. Ac. Sc. — 1919.*

— Sur des organites élaborateurs particuliers (stérinoplastes) de l'épiderme des écailles des bulbes de Lis blanc. — *C. R. Ac. Sc. — 1923.*

— Sur les stérinoplastes et la phytostérine des bulbes de Lis blanc. — *Ass. anat. Lyon. — 1923.*

— Sur la nature lipoprotéique des stérinoplastes du Lis blanc. — *C. R. Ac. Sc. — 1923.*

— Sur la nature de la sécrétion des stérinoplastes du Lis blanc. — *C. R. Ac. Sc. — 1923.*

— Sur les propriétés optiques des stérinoplastes et de la phytostérine des bulbes du Lis blanc. — *C. R. Ac. Sc. — 1923.*

— Sur les états de la liliostérine au cours de la vie des écailles bulbaires du Lis blanc. — *C. R. Ac. Sc. — 1924.*

— Sur la phytostérine des écailles dans les espèces du genre *Lilium. — C. R. Ac. Sc. — 1925.*

MIRATON. — Recherches morphologiques sur le bulbe de Lis blanc. — *Thèse doct. en Pharmacie. — Montpellier. — 1925.*

MISSBACH. — Versuche zur Prüfung der Plasmaviskosität. — *Protoplasma. — 1928.*

MITZKEWITSCH (L.). — Ueber die Kernteilung bei *Spirogyra. — Flora. — 85. — 81-124. — 1898.*

MIYAKE (K.). — (Sur le spermatozoïde du *Ginkgo*). — *Bot. Mag. Tokyo. — 12. — 33-39. — 1898.* — (en japonais).

— The fertilization of *Pythium de Baryanum. — Ann. of. Bot. — 15. — 653-666. — 1901.*

— The spermatozoid of *Ginkgo. — Journ. applied Micr. — 5. — 1773-1780. — 1902.*

— On the development of the sexual organs and fertilization in *Picea excelsa. — Ann. of Bot. — 17. — 351-372. — 1903.*

— Contribution to the fertilization and embryogeny of *Abies balsamea. — Beih. Bot. Centralbl. — 14. — 134-144. — 1903.*

— On the centrosome of Hepaticae. — *Bot. Mag. Tokyo. — 19. — 98-101. — 1905.*

— Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. — *Jahrb. f. wiss. Bot. — 42. — 83-120. — 1905.*

— The spermatozoïd ot *Ginkgo. — Jour. Appl. Micr. and Lab. Methods. — 5. — 1773-1780. — 1906.*

Miyake (K.). — Ueber die Spermatozoïden von *Cycas revoluta*. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 24. — *78-83.* — *1906.*

— The development of the gametophytes and embryogeny of *Cunninghamia sinensis*. — *Beih. z. bot. Zentralbl.* — 27. — *1-25.* — *1910.*

Mohl (H. von). — Ueber die Saftbewegung in Innern der Zellen. — *Bot. Ztg.* — 4. — *73-78, 89-94.* — *1846.*

— Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. — *Wagner's. Handwörterbuch der Physiologie.* — *1851.*

Mol (W. E. de). — On chromosomal constrictions, satellites and nucleoli in *Hyacinthus orientalis*. — *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen.* — 15. — *93-116.* — *1927.*

Molisch (H.). — Ueber merkwürdig geformte Proteinkörper in der Zweigen von *Epiphyllum*. — *B. d. deutsch. bot. Ges.* — *1889.*

— Studien über Milchsaft. — *Fischer. Iena.* — *1901.*

— Ueber amorphes und kristallisiertes Anthocyan. — *Bot. Ztg.* — *1905.*

— Das Chlorophyllkorn als Reduktionsorgan. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — *1918.*

— Mikrochemie der Pflanzen. — *Iena.* — *1921.*

Moll (J. W.). — Observations on karyokinesis in *Spirogyra*. — *Verh. Kon. Akad. Amsterdam.* — 9. — *23-34.* — *1893.*

Möllendorf (von). — Zur Morphologie der vitalen Granulfärbung. — *Arch. f. mik. Anat.* — *1918.*

— Vitale Färbung an tierischen Zellen. — *Ergebnisse der Physiol.* — *1920.*

Molliard (M.). — Hypertrophie pathologique des cellules végétales. — *Rev. gén. de Bot.* — 9. — *33-44.* — *1897.*

— La nutrition des plantes. — *Encycl. Scient.* — *Doin éd.* — *Paris.* — *1921, 1923. 1924, 1925.*

Monteverde. — Ueber die Ablagerung von Calcium und Magnesium-Oxalat in der Pflanze. — *St Petersbourg.* — *1887.*

— Ueber Krystalablagerungen bei den Marattiacen. — *Ab. de St Petersb. nat. Gesl.* — *1889.*

Monteverde et Lubimenko. — Sur la formation de la chlorophylle chez les plantes. IV. Sur la rhodoxanthine et la lycopine. — *Bull. Ac. nat. Sc.* — *St Petersburg.* — *1913.*

Moreau (Mme F.). — Les phénomènes de la sexualité des Urédinées. — *Le Botaniste.* — 13. — *145-284.* — *1914.*

— Les corpuscules métachromatiques des Algues. — *Bull. Soc. Bot. Fr.* — *1913.*

— Les mitochondries chez les Urédinées. — *C. R. Soc. Biol.* — *1914.*

Moreau (F.). — Recherches sur la reproduction des Mucorinées et quelques autres Thallophytes. — *Thèse Sorbonne.* — *1913.* — (*136 p.*) *et Le Botaniste.* — 13. — *1-136.* — *1914.*

— Sur la métachromatine. — *Bull. Soc. bot. Fr.* — *1913.*

— Sur la formation des corpuscules métachromatiques dans les mitochondries granuleuses. — *C. R. Soc. Biol.* — *1914.*

— Sur l'origine de la rhodoxanthine dans l'arille de *Taxus baccata*. — *Bull. Soc. bot. Fr.* — *1914.*

— Le chondriome et la division des mitochondries chez les *Vaucheria*. — *Bull. Soc. bot. Fr.* — *1914.*

MOREAU (F.). — Sur le chondriome d'une Ustilaginée : *Entyloma Ranunculi*. — *C. R. Soc. Biol. — 1914.*

— Sur l'origine mitochondriale de la lycopine. — *Bull. Soc. mycol. Fr. — 1914.*

— Sur la disposition des corpuscules métachromatiques chez le *Verticillium Lactarii*. — *Bull. Soc. myc. Fr. — 1914.*

— Sur des phénomènes d'autochromatisme dans les cellules à anthocyane. — *Bull. Soc. bot. Fr. — 1914.*

— Sur l'origine de l'anthocyane dans les divers organes des Végétaux. — *C. R. Soc. biol. — 1914.*

— L'origine et la transformation des produits anthocyaniques. — *Bull. Soc. bot. Fr. — 1914.*

— La division des mitochondries dans ses rapports avec les phénomènes de sécrétion. — *C. R. Soc. biol. — 1915.*

— Sur la formation des cristalloïdes de mucorine au sein des mitochondries. — *C. R. Soc. biol. — 1915.*

— Sur le rôle de l'amyloïde des asques et son utilisation éventuelle comme matière de réserve. — *Bull. Soc. mycol. Fr. — 1916.*

MOREAU (F. et Mme). — Les corpuscules métachromatiques et la phagocytose. — *Bull. Soc. mycol. de Fr. — 1913.*

— Le chondriome des Urédinées. — *C. R. Soc. Biol. — 1914.*

— Sur le chondriome d'une Algue verte : *Coccomyxa Solorinae*. — *C. R. Soc. Biol. — 1916.*

— Recherches sur les Algues de la famille des Peltigéracées. — *Ann. Sc. nat. bot. — 1919.*

— Etude des phénomènes sécrétoires dans les glandes à lupuline chez le Houblon cultivé. — *Rev. gén. de Bot. — 1922.*

— La reproduction sexuelle chez les Lichens du genre *Collema* et la théorie de Stahl. — *C. R. Ac. d. Sc.* — 182. — *802. — 1926.*

— Les phénomènes cytologiques de la reproduction chez les Champignons des Lichens. — *Le Botaniste. — 19. — 1927.*

MOTTE (J.). — Contribution à la connaissance cytologique des Muscinées. — *Ann. des Sciences Naturelles, Bot.* — 20. — *293-543. — 1928.*

— La cytologie des Muscinées dans ses rapports avec la cytologie générale. — *Revue Bryologique. — 1929.*

MOTTIER (D. M.). — Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes, etc., etc... — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 31. — *125-158.* — *1897.*

— Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. — *Jahrb. f. wiss. Bot. — 30. — 169-204. — 1897.*

— Das Centrosom bei *Dictyota*. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 16. — *123-128. — 1898.*

— The effect of centrifugal force upon cells. — *Ann. of Bot. — 13. — 325. 361. — 1899.*

— Nuclear and cell-division in *Dictyota dichotoma*. — *Ann. of Bot. — 14. — 163-192. — 1900.*

— The behaviour of the chromosomes in the spore mother cells of higher plants and the homology of the pollen and embryosac mothercells — *Bot. Gaz. — 35. — 250-292. — 1903.*

Mottier (D. M.). — The development of the spermatozoïd in *Chara*. — *Ann. of Bot.* — *18*. — *245-254*. — *1904*.

— The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother-cells. — *Bot. Gaz.* — 40. — *171-177*. — *1905*.

— The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother-cells. — *Ann. of Bot.* — *21*. — *309-347*. — *1907*.

— On the prophases of the heterotypic mitosis in embryo-sac mother-cell of *Lilium*. — *Ann. of Bot.* — *23*. — *343-352*. — *1909*.

— Mitosis in the pollen mother-cells of *Acer Negundo* and *Staphylea trifolia* L. — *Ann. of Bot.* — 28. — *115-133*. — *1914*.

— Plastids. — *Proc. of national Academy of Science*. — *1918*.

— Chondriosomes and the primordia of chloroplasts and leucoplasts. — *Ann. of Botany*. — 32. — *91-114*. — *1918*.

— On certain plastids, with special reference to the protein bodies of *Zea*, *Ricinus* and *Conopholis*. — *Ann. of Botany*. — 35. — *349-364*. — *1921*.

Mottier (D. M.) et Nothnagel (Miss M.). — The development and the behaviour of the chromosomes in the first or heterotypic mitosis of the pollen-mother-cells of *Allium cernuum* Roth. — *Bull. Torrey Bot. Club*. — 40. — *555-565*. — *1913*.

Mossa. — Osservazioni ulteriori sulla structura del citoplasma di vari elementi cultivate *in vitro*, all'osservazioni in campo obscuro. — *Bot. Soc. It. Biol. Sper*. — *1927*.

Mrazek. — Ueber geformte eiweissartige Inhaltskörper bei den Leguminosen. *Oesterr. bot. Zeit*. — *1910*.

Mücke (M.). — Zur Kenntnis der Eientwicklung und Befruchtung von *Achlya polyandra*. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges*. — 26 a. — *367-378*. — *1908*.

Müller (Cl.). — Ueber karyokinetische Bilder in der Wurzelspitzen von *Yucca*. — *Jahrb. f. wiss. Bot*. — 47. — *99-119*. — *1909*.

— Kernstudien an Pflanzen. — *Arch. f. Zellforsch*. — 8. — *1-51*. — *1912*.

Müller (H. J.). — Types of visible variations induced by X-rays in *Drosophila*. — *Journ. Genetics*. — 22. — *299-334*. — *1930*.

— *Oenothera*-like linkage of Chromosomes in *Drosophila*. — *Journ. Genetics*. — 22. — *335-357*. — *1930*.

Mulon. — Mode de formation du pigment figuré dans la corticale surrénale. — *C. R. Soc. Biol*. — *1912*.

Mundie (J. R.). — Cytology and life-history of *Vaucheria geminata*. — *The Bot. Gaz*. — 87. — *397-410*. — *1929*.

Murbeck (Sv.). — On vegetativ Embryobildning hos flertalet Alchemillar och den förkläring öfver formbeständighcten inom slägtet, som densamma innebär. — *Bot. Notiser*. — *1897*.

— Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. — *Lunds Univ. Arsskrift*. — *36*. — *1901*.

— Ueber Anomalien im Bau des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. — *Ibid*. — 38. — *1902*.

— Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. — *Bot. Notiser*. — *1904*.

Murphy (P. A.). — The morphology and cytology of the sexual organs of

Phytophthora erythroseptica Pethybr. — *Ann. of Bot.* — 32. — *115-153.* — *1918.*

Murrill (W. A.). — The development of the archegonium and fertilization in the hemlock spruce *Tsuga canadensis.* — *Ann. of. Bot.* — *14.* — *583-607.* — *1900.*

Nadson (G.). — Ueber den Bau des Cyanophyceen Protoplastes. — *Scripta bot. hort. Petropol.* — *Petersburg.* — *1895.*

— La structure du protoplaste chez *Achromatium oxaliferum.* — *Bull. princ. Jardin bot. République russe.* — *1923.*

— Ueber die Wirkung des Radium auf die Hefepilze im Zusammenhang mit Frage der Radium-Influenz auf die lebendige Substanz in Allgemeines. — *Trav. lab. Bot. Leningrad.* — *1924.*

— Le mécanisme d'action du chloroforme sur le protoplasme, le noyau et le chondriome des cellules d'*Allium Cepa.* — *C. R. Ac. Sc.* — *1926.*

Nadson (G.) et Brullowa. — *Bull. Jard. Imp. Bot. St Petersburg.* — *1909.*

Nadson (G.) et Konokotine (A.). — *Guilliermondia*, eine neue Hefegattung mit heterogemer Kopulation. — *Zentralbl. f. Bakt. u. Parasitenk.*,— *II*te *Abt.* — 34. — *241-242.* — *1912.*

— Etude cytologique sur les Levures à copulation hétérogamique du genre *Nadsonia.* — *Ann. des Sc. Nat. Bot., Sér. X.* — 8. — *165.182.* — *1926.*

Nadson (G.) et Krassilikov. — Schizophytes du cæcum du Cobaye. — *C. R. Ac. Sc.* — *1928.*

Nadson (G.) et Rochline. — Le chondriome est la partie la plus sensible aux rayons X. — *C. R. Soc. Biol.* — *1926.*

— Sur la transformation des grains d'amidon en cristaux d'oxalate de calcium sous l'action des rayons ultraviolets. — *C. R. Soc. Biol.* — 99. — *131.* — *1928.*

Nadson (G.) et Philippov. — De la formation de nouvelles races stables chez les champignons inférieurs sous l'influence des rayons X. — *C. R. Ac. Sciences.* — *1928.*

Naegeli (C. von). — Bläschenförmige Gebilde im Inhalte der Pflanzenzelle. — *Zeitschr. f. wiss. Bot.* — *1846.*

— Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception. — *Bot. Ztg.* — *1888.*

Nagao (S.). — Karyological studies of the *Narcissus* plant. I. Somatic chromosome numbers... and some meiotic phases of a triploid variety. — *Mem. of the Coll. of Sc. Kyoto Imp. Un.* — *Ser. B.* — *4.* — *175-198.* — *1929.*

Nageotte. — Organisation de la matière dans ses rapports avec la vie. — *F. Alcan.* — *Paris.* — *1922.*

Nakao (M.). — Cytological studies on the nuclear division of the pollen mother-cells of some cereals and their hybrids. — *Journ. Coll. Agr. Tohoku Imp. Univers.* — *4.* — *173-190.* — *1911.*

Nathanson. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — *1903.*

Nassonow (D.). — Recherches cytologiques sur les cellules végétales. — *Arch. Russes d'Anat. Hist. et Embryologie.* — 2. — *95-127.* — *1918.*

— Der Exkretionapparat der Protozoa als Holmgren-Golgischen Apparatus der Metazoarzellen. — *Arch. micr. Anat.* — *1924.*

Navachine (M.). — Morphologische Kernstudien der *Crepis*-Arten in Bezug

auf die Artbildung. — *Zeitsch. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.* — 2. — *99-111.* — *1925.*

Navachine (M.). — Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in Bezug auf die Art-bildung. — *Ibid.* — *4.* — *171-215.* — *1926.*

— Ein Fall von Merogonie infolge Artkreuzung bei Kompositen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 45. — *115-126.* — *1927.*

— On the variation of the number and morphological characters of the chromosomes in interspecific hybrids. — *Bull. appl. Bot. Plant Breed.* — 17. — *121-150.* — *1927.*

Navachine (S.). — Neue Beobachtungen über Befruchtung bei *Fritillaria tenella* und *Lilium Martagon.* — *Bot. Centr.* — 77. — *62.* — *1899.*

— Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 18. — *224-230.* — *1900.*

— Näheres über die Bildung der Spermakerne bei *Lilium Martagon.* — *Ann. jard. Bot. de Buitenzorg.* — 12 (Sup. *3*). — *871-904.* — *1910.*

— Sur le dimorphisme des noyaux dans les cellules somatiques de *Galtonia candicans.* — *Bull. Acad. Imp. d. Sc. de Saint-Pétersbourg.* — 22. — *1912* (en russe).

— Zellkerndimorphismus bei *Galtonia candicans* Des. und einigen verwandten Monokotylen. — *Ber. d. d. bot. Gesell.* — 45. — *415- 428.* — *1927.*

Nemec (B.). — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. — *Sitz. ber. d. K. böhm. Ges. d. Wiss.* — *Math. nat. Klasse.* — *1899* (en tchèque).

— Ueber die karyokinetische Kerntheilung in der Wurzelspitze von *Allium Cepa.* — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 32. — *313-336.* — *1899.*

— Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 39. — *645-730.* — *1904.*

— Sur la néoformation expérimentale des vacuoles dans les cellules entourées d'une membrane. — *Sitz. der Kais. Akad. Wien.* — *1906.*

— Ueber die Kernteilung bei *Cladophora.* — *Bull. intern. Ac. des Sc. de Bohême.* — 15. — *50.* — *1910.*

— Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. — *Berlin.* — *532 pages.* — *1910.*

— Ueber die Befruchtung bei *Gagea.* — *Bull. int. Acad. des Sc. de Bohême.*— 17. — *1-17.* — *1912.*

— Ueber Struktur und Aggregatzustand des Zellkernes. — *Protoplasma.*— 7. — *423-443.* — *1929.*

Neuberg (C.) et Hirsch (J.). — Ueber den Verlauf der alkoholischen Gärung bei alkalischer Reaktion. — *Biochem. Zeitschr.* — 96. — *175.* — *1919.*

— Wirkungsweise der Abfangsmethode bei der Acetaldehyd-Glycerin Spaltung des Zuckers. — *Biochem. Zeitschr.* — 98. — *141.* — *1919.*

Neuberg (C.). et Karczag (L.). — Carboxylase, ein neues Enzym der Hefe. — *Biochem. Zeitscher.* — 37. — *68.* — *1911.*

— Zur Kenntnis der Carboxylase. — *Biochem. Zeitschr.* — 37. — *76.* — *1911.*

Neuberg (C.) et Reinfurth (E.). — Natürliche und erzwungene Glycerinbildung bei der alkoholischen Gärung. — *Biochem. Zeitschr.* — 92. — *234.* — *1918.*

Neuenstein (H. von). — Ueber den Bau des Zellkerns bei den Algen und

seine Bedeutung für ihre Systematik. — *Arch. f. Zellforsch.* — 13. — *1-91.* — *1914-15.*

Newton (W. C.). — F. Studies on somatic chromosomes. I. Pairing and segmentation in *Galtonia.* — *Ann. of Bot.* — 38. — *137-206.* — *1924.*

Newton (W. C. F.) et Darlington (C. D.). — Meiosis of Polyploids. I. Triploid and Pentaploid Tulips. — *Journ. of Genetics.* — 21. — *1-15.* — *1929.*

Nichols (G. E.). — A morphological study of *Juniperus communis* var. *depressa.* *Bot. Centralbl.* — 25. — *201-241.* — *1910.*

Nichols (S. P.). — Methods of heating in some algal cells. — *Americ. Journ. of Bot.* — 9. — *18.* — *1922.*

— The effect of heat upon the rotation of the protoplasm in the internodes of *Nitella.*

Nicloux (M.). — Contribution à l'étude de la saponification des corps gras. — *Paris.* — *1906.*

Nicolle (Ch.). — Sur l'origine microbienne des agents pathogènes invisibles ou inframicrobes. — *Bull. Inst. Pasteur.* — *1931.*

Nicolosi Roncati (F.). — Formazioni mitochondriali negli elementi sessuali dell' *Helleborus fœtidus.* — *Boll. dell' Orto botanica della R. Univ. di Napoli.* — *1910.*

— Formazioni endocellulare nelle Rodoficee. — *Bol. Soc. Bot. It.* — *1912.*

— Genesi dei cromatofori nelle Fucacee. — *Bol. Soc. Bot. It.* — *1912.*

— Contributia alla conoscenza isto-fisiologica delle glandule vegetali. — *Bull. Soc. Bot. It.* — *1912.*

— La cariocinesi nelle cellule vegetali. Stato attuale delle conoscenze e ricerche originali. — *Bull. dell'Orto Bot. della R. Univ. di Napoli.* — *120 pages.* — *1913.*

Nienburg (W.). — Zur Entwicklungsgeschichte von *Polystigma rubrum* D. C. — *Zeitschr. f. Bot.* — 6. — *369-400.* — *1914.*

— Zur Entwicklungsgeschichte der Helgoländer *Haplospora.* — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 41. — *211-217.* — *1923.*

— Ueber das Wesen der Vitalfärbung. — *Arch. ges. Physiol.* — *1920.*

Nihoul. — Sur le chondriome de *Crinum capense.* — *C. R. Soc. Biol.* — *1913.*

Noack (K.). — Untersuchungen über die Individualität der Plastiden bei Phanerogamen. — *Zeitsch. f. Bot.* — 13. — *1-35.* — *1921.*

Noël (R.). — Sur quelques attitudes fonctionnelles du chondriome de la cellule hépatique. — *C. R. Ac. Sc.* — *1921.*

— Recherches histophysiologiques sur la cellule hépatique des Mammifères. — *Arch. anat. micr.* — *1922.*

— Sur l'origine des plastes albuminoïdes. — *C. R. Assoc. Anat. Liège.* — *1926.*

— Que deviennent les chondriosomes après l'élaboration des granulations intracellulaires ? — *Bull. Hist. appl.* — *1924.*

Noël (R.) et Mangenot (G.). — Le formol, fixateur nucléaire. — *C. R. Soc. Biol.* — *1922.*

— Sur le rôle des mitochondries. — *Bull. Hist. appl.* — *1924.*

Norén (C. O.). — Ueber Befruchtung bei *Juniperus communis.* — (Vorläufige Mitteilung). — *Arkiv. Bot. Svensk Vetensk. Akad.* — 3. — *11.* — *1904.*

— Zur Entwicklungsgeschiche des *Juniperus communis.* — *Uppsala Universitets Arsskrift.* — 64. — *1907.*

Nothnagel (M.). — Reduction divisions in the pollen mother cells of *Allium tricoccum*. — *Bot. Gaz.* — 30. — *361-377.* — *1916.*

Oehlkers (Fr.). — Beitrag zur Kenntnis der Kernteilungen bei den Characeen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 34. — *223-227.* — *1916.*

— Erblichkeit und Zytologie einiger Kreuzungen mit *Oenothera strigosa*. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 65. — *401-446.* — *1926.*

— Entwicklungsgeschichte der Pollensterilität einiger Oenotheren. — *Zeitschr. f. Indukt. Vererb. Lehre.* — 43. — *265-284.* — *1927.*

Ohga (I.) et Sinoto (Y.). — Cytological Studies on *Sciaphila japonica* Mak. I. On chromosome. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 38. — *202-207.* — *1924.*

Olive (E. W.). — Mitotic division of the nuclei of the Cyanophyceen. — *Beih. z. Bot. Zentr.* — 18. — *9-44.* — *1904.*

— The morphology of *Monascus purpureus*. — *Bot. Gaz.* — 39. — *56-60.* — *1905.*

— Sexual cell fusions and vegetative nuclear divisions in the rusts.— *Annals of Bot.* — 22. — *331-360.* — *1908.*

— The nuclear conditions in certain short cycled rusts. — *Science. N. S.* — 33. — *194.* — *1911.*

Oliver (F. W.). — On the obliteration of the sieve-tubes in Laminariae. — *Ann. of Bot.* — 1. — *95.* — *1887.*

Oltmanns (Fr.). — Morphologie und Biologie der Algen. — *G. Fischer.* — *Iena.* — *1922-1923.*

Onslow (Mme). — Pratical Plant Biochemistry. — *1920.*

Orman (E.). — Recherches sur les différenciations cytoplasmiques chez les Végétaux. — *La Cellule.* — 28. — *365-441.* — *1912.*

Osawa (I.). — Studies on the cytology of some species of *T araxacum*. — *Arch. fur Zellforsch.* — 10. — *450-469.* — *1913.*

— On the development of the pollen grain and embryosac of *Daphne*, with special reference to the sterility of *D. odora*. — *Journ. Coll. Agric. Sc. Tokyo.* — 4. — *237-264.* — *1913.*

— Triploid mutants in garden races of *Morus* (en japonais). — *Bull. Imp. Sericult. Expt. Stat. Japon.* — 1. — *1916.*

Osterhout (W. J. V.). — The measurement of antagonism. — *Bot. Gaz.* — 58. — *272.* — *1914.*

— On the importance of physiologically balanced solutions for plants. I. Marine plants. — *Bot. Gaz.* — 42. — *127.* — *1906.*

— II. Fresh-water and terrestrial plants. — *Bot. Gaz.* — 44. — *259.* — *1907.*

— The permeability of living cells to salts in pure and balanced solutions. — *Science.* — 34. — *1911.*

— The permeability of protoplasm to ions and the theory of antagonism. — *Science.* — 35. — *1912.*

Osterhout (W. J. V.) et Haas (A. R. C.). — On the dynamics of photosynthesis. — *Journ. of. gen. Physiol.* — 1. — *1918.*

Ottolenghi. — Ueber die feinere Struktur der Hefen. — *Centr. f. Bak.* — *1909.*

Overeem (Caspar van). — Ueber Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Œnothera*. — *Beih. z. bot. Centrbl.* — 38. — *73-113.* — *1921.*

— Même titre. *Ibid.* — 39. — *1-80.* — *1922.*

Overton (E.). — Ueber den Kunjugationsvorgang bei *Spirogyra*. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 6. — *98.* — *1888.*

Overton (E.). — Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Volvox*. — *Bot. Zentralbl.* — 39. — *65.* — *1889.*

— Beiträge zur Histologie und Physiologie der Characeen. — *Bot. Zentr.* 44. — *1.* — *1890.*

— On the reduction of the chromosomes in the nuclei of plants. — *Ann. of Bot.* — 7. — *139-143.* — *1893.*

— Ueber die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Tierzelle. — *Vierteljahrschr. d. naturf. Ges. Zurich.* — 40. — *159-184.* — *1895.*

— Studien über die Aufnahme Anilinfarbe durch die lebende Zelle. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 34. — *1900.*

Overton (J. B.). — Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. — *Bot. Gaz.* 33. — *363-375.* — *1902.*

— Ueber Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. — *Ber. d. deut. Ges.* — 22. — *274-283.* — *1904.*

— Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 42. — *121-153.* — *1905.*

— The morphology of the ascocarp and spore-formation in the many spored asci of *Thecotheus Pelletieri*. — *Bot. Gaz.* — 42. — *450-492.* — *1906.*

— On the organization of the nuclei in the pollen mother cells of certain plants with special reference to the permanence of the chromosomes. — *Ann. of Bot.* — 23. — *19-61.* — *1909.*

— On the organization and reconstruction of the nuclei in the root-tips of *Podophyllum peltatum*. — *Report Brit. Ass. Adv. Sc. Winnipeg Sect. K.* — *678-679.* — *1909.*

— Artificial parthenogenesis in *Fucus*. — Science. — [illegible] - *841-844.* — *1913.*

Ozawa. — A propos des fixateurs du chondriome. — *I[illegible]. de bot.* — *1927.*

Pace (L.). — Fertilization in *Cypripedium*. — *Bot. Gaz.* — 44. — *353-374.* — *1907.*

Paillot (A.) et Noel (R.). — Recherches histophysiologiques sur les glandes séricigènes et pigmentaires des larves d'Insectes. (*Bombyx Mori* et *Pteris Brassicae*). — *Bull. Hist. appl.* — *1928.*

Palla. — Beitrag zur Kenntnis des Cyanophyceenprotoplastes. — *Jahr. f. wiss. Bot.* — *1893.*

Palladine (W.). — Influence de la lumière sur la formation des matières protéiques actives et sur l'énergie et la respiration des parties vertes des Végétaux. — *Rev. gén. Bot.* — 8. — *225.* — *1896.*

— Recherches sur la respiration des feuilles vertes et des feuilles étiolées. — *Rev. gén. Bot.* — 5. — *449.* — *1893.* — 8. — *225.* — *1896.* — 11. — *81.* — *1899.*

Palm (Bj.). — Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. — *Akad. Abhandhlung.* — *259 p.* — *Stockholm.* — *1915.*

— Les colorations vitales de la cellule animale, d'après von Möllendorff. — *Chahine, édit., Paris, 1928.*

— Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme de la cellule animale. — *Arch. anat. micr.* — *1928.*

Parat (M.). — Evolution phylo- et ontogénique du vacuome, du chondriome actif et du système ou de la zone de Golgi de la cellule animale. — *Assoc. des Anatomistes.* — *Amsterdam.* — *1930.*

PARAT (M.) et PAINLEVÉ (J.). — Observation vitale d'une cellule glandulaire en activité. Nature et rôle de l'appareil réticulaire interne de Golgi et de l'appareil de Holmgren. — *C. R. Ac. Sc.* — *1924.*

— Appareil réticulaire interne de Golgi, trophosponge de Holmgren et vacuome. — *C. R. Ac. Sc.* — *1924.*

— Mise en évidence du vacuome (appareil réticulaire de Golgi) et du chondriome pour les colorations vitales. — *Bull. Hist. appl.* — *1925.*

— Sur l'exacte concordance des caractères du vacuome et de l'appareil de Golgi classique. — *C. R. Ac. Sc.* — *1925.*

PARAVICINI (E.). — Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne bei der Fortpflanzung der Brandpilze. — *Annales Mycologici.* — 15. — *57-96.* — *1917.*

PASCHER (A.). — Flagellaten und Rhizopodien in ihren gegenseitigen Beziehungen. — *Arch. f. Protist.* — *1917.*

— Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — *1926.*

— Beiträge zur allgemeinen Zelllehre. I. Doppelzellige Flagellaten und Parallelentwicklungen zwischen Flagellaten und Algenschwärmern. — *Arch. f. Protistenk.* — 68. — *261-303.* — *1929.*

PATTEN (Ruth), SCOTT (Margaret) et GATENBY (Bronté). — The cytoplasmic inclusions of certains plant cells. — *Quart. Journ. microsc. Sci.* — 72. — *111.* — *1928.*

PAVILLARD (J.). — Observations sur les Diatomées (2e Série). — *Bull. Soc. Bot. de Fr.* — 60. — *126-134.* — *1913.*

— Observations sur les Diatomées. — *Bull. Soc. bot. de Fr.* — 61. — *164-172.* — *1914.*

— Qui a découvert le chondriome chez les Végétaux ? — *Arch. de Bot.* — *1927.*

PEARSALL et PRIESTLEY. — Meristematic tissues and protein isoelectric points. — *New Phytologist.* — *1923.*

PEARSALL et EWING. — Some protein properties of plant protoplasma. — *Brit. Journ. of exp. Biol.* — *1925.*

PÉCHOUTRE (F.). — La sexualité hétérogamique des Laminaires et la reproduction des Algues Phéosporées. — *Rev. gén. des Sc.* — 27. — *688-692.* — *1916.*

PEKAREK (J.). — Absolute Viskositätmessung mit Hilfe der Brownschen Molekularbewegung der Epidermiszellen von *Allium Cepa* und der Amœben. — *Protoplasma.* — 11. — *19.* — *1930.*

PÉNAU. — Contribution à la cytologie de quelques microorganismes. — *Rev. gén. bot.* — *1912.*

PENSA (A.). — Alcune formazioni endocellulare nei vegetali. — *Anat. Anzeiger.* — 37. — *325-333.* — *1910.*

— Ancora di alcune formazioni endocellulari dei vegetali. — *Anat. Anz.* — *1912.*

— Osservazioni di morfologia e biologia cellulari nei vegetali. — *Arch. f. Zellsforschung.* — 8. — *612-662.* — *1912.*

— Condriosmi e pigmento antocianico nelle cellule vegetali. — *Anat. Anz.* — 45. — *81-90.* — *1913.*

— Ancora a proposito di condriosoma e pigmento antocianico nelle cellule vegetali. — *Anat. Anz.* — 46. — *13-22.* — *1914.*

Pensa (A.). — Fatti e considerazioni a proposito di alcune formazioni endocellulare dei vegetali. — *Mem. d. R. Ist. Lombardo d. Sc. e Lett. — 1917.*

— Les questions les plus discutées sur le cytoplasme des Végétaux. — *C. R. Ass. Anatomistes. Réunion de Turin. — 1925.*

Percival (J.). —The wheat-plant. — *Duckworth,* édit., *London, 1921.*

— Chromosome numbers in *Aegilops.* — *Nature.* — 16. — *juin 1923.*

Percy-Groom. — The aleurone lager of the Granes. — *Ann. of Botany. — 1893.*

Persidsky (B. M.). — The development of the auxospores in the group of the *Centricae (Bacillariaceae). — Moscou (édité par l'auteur). — 16 pages. — 1929.*

Pethybridge (G. H.). — On the rotting of potato tubers... etc... — *Sc. Proc. Roy. Soc. Dublin.* — N. S. 13. — *529-565. — 1913.*

Petit (A.). — Contribution à l'étude cytologique et taxinomique des Bactéries. — *Thèse doctorat ès sciences. — Paris. — 1927.*

Petschenko (Dr). — Cytologie du *Chromatium Okenii. — Bull. Ac. Polon. des Sciences naturelles. — 1924.*

— Wenig bekannte und neue Wachstumform der *Bacillus Megatherium* (de Bary) und seine Cytologie. — *Bull. int. acad. pol. Sc. et lett. — 141. 1930.*

Pfeffer (W.). — Untersuchungen über die Protistenkörner und die Bedeutung der Asparagin beim Keimen der Samen. — *Jahb. f. wiss. Bot. — 1872.*

— Untersuchungen über die Proteinkörper. — *Jahr. f. wiss. Bot. — 1872.*

— Die Ölkörper der Lebermoosen. — *Flora. — 1874.*

— Osmotische Untersuchungen. — *Leipzig. — 1877.*

— Lokomotorische Richt und Bewegungen durch chemische Reize. — *Untersuch. aus d. bot. Inst. zu Tubingen.* — 1. — *483-535. — 1885.*

— Ueber intramolekulare Athmung. — *Untersuch. bot. Instit. Tûbingen.* — 1. — *636. — 1885.*

— Kritische Besprechung von de Vries plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. — *Bot. Zeitsch. — 1886.*

— Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. — *Bot. Zeitch. — 1886.*

— Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen, nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgängen. — *Abh. math. phys. Kgl. Sächs ges. Wiss. — 1890.*

— Physiologie végétale, trad. par Friedel. — *Paris. — 1912.*

Pfeiffer (H.). — Kleine Beiträge zur Bestimmung des I. E. P. von Protoplasten. — I. — Mikrorefraktometrische Untersuchungen an kugelförmigen Pflanzenzellen. — *Protoplasma.* — 11. — *85. — 1930.*

Phillips (O. P.). — A comparativ study of the Cytology and movements of the Cyanophyceen. — *Contrib. Bot. Lab. Univ. of Pensylvania. — 1904.*

— On vacuolar pseudopodia in a species of *Callithamnion. — Rev. Alg.* — 2. — *1925.*

Plato et Guth. — Ueber den Nachweis feiner Wachstumgvorgängen in *Trichophyton* und anderer Fadenpilzen mittels Neutralrolt. — *Zeitsch. Hygiene. — 1901.*

Plantefol (L.). — Etude biologique de l'*Hypnum triquetrum.* Relations entre la Morphologie , la Physiologie et l'Ecologie d'une espèce végétale. — *Ann. Sc. Nat. Bot. — 10e S.* — 8. — *1. — 1927.*

Poirault (G.). et Raciborski (M.). — Sur les noyaux des Urédinées. — *Journ. de Bot.* — 9. — *318-332* ; *381-388.* — *1895.*

Policard (A.). — Sur le rôle du chondriome dans la formation des cristaux intra-protoplasmiques d'hémoglobine dans la cellule hépatique. — *Bibl. anatomique.* — *1912.*

— Sensibilité des mitochondries à la chaleur. — *C. R. Soc. Biol.* — *1912.*

— Recherches cytologiques et histophysiologiques sur les cellules sarcomateuses observées dans les explantations *in vitro.* — *Bull. Hist. appl.* — *1926.*

— Précis d'Histologie physiologique. — *Doin, éd., Paris, 1928.*

Policard (A.) et Mangenot (G.). — Action de la température sur le chondriome cellulaire. — *C. R. Ac. Sc.* — 174. — *645.* — *1922.*

Poljansky (G.) et Petruschewsky (G.). — Zur Frage über die Struktur der Cyanophyceenzelle. — *Arch. f. Protistenk.* — *67.* — *11-45.* — *1929.*

Politis (I.). — Sugli elaioplasti nelle Mono e Dicotiledone. — *Att. r. Ac. Lincei Roma.* — *1901.*

— Sopre speciali corpi cellulari che formamo antocianine. — *Atti Istituto Botanico R. Universita di Pavia.* — 14. — *335-361.* — *1914.*

— Du rôle du chondriome dans la formation des essences. — *C. R. Ac. Sc.* — *1921.*

— Sur les corpuscules bruns de la brunissure de la Vigne. — *C. R. Ac. Sc.* — *1921.*

— Sur l'origine mitochondriale des pigments anthocyaniques dans les fleurs et les fruits. — *C. R. Ac. Sc.* — *1923.*

— Sur la formation d'un glucoside (saponarine) au sein des mitochondries. — *C. R. Ac. Sc.* — *1928.*

Pollacci (G.) et Bergamascha (M.). — Sulla formazione de aldeide formica in piante vive durante la fotosyntesi clorofilliana. — *Atti dell' Istituto Bot. dell' Universita di Pavia.* — 2. — *1930.*

Pollacci (G.) et Oddo (B.). — Influenza del nucleo pirrolico nella formazione della clorofilla. — *Atti dell' Istituto Bot. dell' Universita di Pavia.* — *3.* — *1931.*

Pononarew. — Zur Kenntnis des Chloroplastenbau. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1914.*

Popovici (Mlle H.). — Sur la formation des essences. — *C. R. Ac. Sciences.* — *1925.*

— Contribution à l'étude des laticifères. — *C. R. Ac. Sc.* — *1926.*

— Sur l'origine, la destinée et le rôle des essences végétales. — *Bull. Hist. appl. à la physiologie.* — *1928.*

— Quelques remarques sur les oléoplastes des Hépatiques. — *C. R. Ac. Sc.* — *1927.*

Portier (P.). — Les symbiotes. — *Masson, éd., Paris, 1919.*

Posternak. — Sur la composition chimique et la signification des grains d'aleurone. — *C. R. Soc. Biol.* — *1903.* — *C. R. Ac. Sc.* — *1905.*

Potthoff (H.). — Beiträge zur Kenntnis der Conjugaten (*Hyalotheca dessiliens*) — *Planta.* — 4. — *261-283.* — *1927.*

Poulsen. — Note sur la préparation des grains d'aleurone. — *Rev. gén. de bot.* — *1930.*

Prankerd (T. L.). — Notes on the occurence of multinucleate cells. — *Ann. of Bot.* — 29. — *599-604.* — *1915.*

PRASMOWSKI. — Der Zellkern der Bakterien. — *Bull. Ac. Sc. Cracovie.* — *1913.*

PRAT (S.). — Beitrag zur Kenntnis der Organisation der Cyanophyceen. — *Arch. f. Protistol.* — *1905.*

— Wir centrifugacioni na *Hydrodictyon reticulatum.* — *St. f. Plant Physiol. Lab. Prague.* — *1923.*

— Kristallinische Farbstoffspeicherungen bei Vitalfärbung. — *Protoplasma.* — 12. — *399.* — *1931.*

— Ueber Vitalfärbung der Meeresalgen. — *Protoplasma.* — 13. — *397.* — *1931.*

PRATJE (A.). — Die Chemie des Zellkernes. — *Biol. Centralbl.* — 40. — *88-113.* — *1920.*

PRENANT (A.). — Les mitochondries et l'ergastoplasme. — *Journ. Anat. et Physiologie.* — *1910.*

— L'origine mitochondriale des pigments. — *C. R. Soc. Biol.* — *1913.*

PRENANT (A.), BOUIN (P.) et MAILLARD. — Traité d'Histologie. — Tome I, *Cytologie.* — *1904.*

PRENANT (Marcel). — Recherches sur les rhabdites des Turbellariés. — *Arch. de Zool. exp. et gén.* — 58. — *219-250.* — *1919.*

— Etudes histologiques sur les peroxydases animales. — *Areh. de morph. gén. et exp.* — *fasc. 21.* — *157 p.* — *1924.*

— La valeur des réactions histologiques des ferments oxydants. — *Bull. hist. appl. à la physiologie.* — *1925.*

— Les peroxydases animales sont-elles diffuses ou figurées ? — *C. R. Soc. Biol.* — *1925.*

— Granulations à peroxydases et granulations oxybenzidinophiles. — *Bull. Hist. appl. à la Physiol.* — *1925.*

— Sur la question des granulations d'oxydases. — *Bull. Hist. appl. à la Physiol.* — *1926.*

PRICE (R. S.). — Studies on the structure of the plant cell by the method of dark ground illumination. — *Ann. of Bot.* — *1914.*

PRINGSHEIM (N.). — Ueber Zellulinkörner, eine Modifikation der Zellulose in Körnerform. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — 1. — *288.* — *1883.*

PRINGSHEIM (E.E.). — Die Auslösung von Zellteilungen bei Pflanzen durch Wundreizstoffe. — *Die Naturwissenschaften.* — 9. — *503.* — *1921.*

PROSINA. — Verhalten der Chondriosomen der Pollentwicklung von *Larix Dahurica.* — *Turcy.* — *1928.*

PROSKURIAKOW (N. J.). — Ueber die Beteiligung des Chitins am Aufbau der Pilzzellwand. — *Biochem. Zeitschr.* — 167. — *68-76.* — *1926.*

PROWAZEK (J.). — Kernveränderungen in Myxomycetenplasmodien. — *Oster. bot. Zeitschr.* — 54. — *1904.*

— Das Lecithin und seine biologische Bedeutung. — *Biol. Centr.* — *1908.*

— Studien zur Biologie der Zellen. — *Biol. Centr.* — *1909.*

— Zur Morphologie und Biologie von *Colpidium colpoda.* — *Arch. f. Protist.* *1915.*

PUJIULA. — Algunas observaciones citologicas sobre todo in *Hedera Helix* y *Solanum tuberosum* y la premiera variente del metodo tano-argentica introduida par el S. de Rio Hortega. — *Broteria, Ser. Bot.* — *1919.*

PUYMALY (de). — Sur le vacuome des Algues vertes adaptées à la vie aérienne. — *C. R. Ac. Sc.* — *1924.*

Puymaly (de). — Recherches sur les Algues vertes aériennes. — *Thèse doctorat ès sciences. — Sorbonne. — 1925.*

Py (Mlle G.). — Recherches sur l'assise nourricière des microspores et en particulier sur le comportement des constituants morphologiques du protoplasme. — *Thèse Sorbonne, Paris, 1932* ; et *Rev. gén. de Bot. — 1932.*

Quintanilha. — O problema das plantas carnivoras. Estudo citofisiologico da digestão no *Drosophyllum lusitanicum. — Boletin da Soc. Broter., 2e Sér. — 4. — 1-87. — 1926.*

Rabaud (E.). — Eléments de Biologie générale. — *Alcan, édit., Paris, 1920.*

Rachina. — Sui granuli metacromatici del Bacillo difterico. Ricerche microchemiche. — *Ann. hygiène. — 1911.*

Raciborski (M.). — Ueber die Entwicklung der Elaioplasten der Liliacen. — *Ang. d. Ak. d. Wiss. in Krakov. — 1893.*

— Ueber die Inhaltskörper der Myriophyllumtrichom. — *Ber. d. d. bot. Ges. — 1895.*

Radlkofer. — Ueber kristalline proteinartige Körper pflanzlischen und tierischen Urspungs. — *Leipzig. — 1859.*

Ramlow (G.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Ascoboleen. — *Mycol. Centralbl. — 5. — 176-178. — 1914.*

Randolph (L. F.). — Cytology of chlorophyll types in Maize. — *Bot. Gaz. — 73. — 337-375. — 1922.*

Rapkine (L.). — Sur les processus chimiques au cours de la division cellulaire. — *Ann. de Physiol. et de Phys. Chim. biol. — 7. — 382-418. — 1931.*

Rapkine (L.) et Wurmser (R.). — Sur le potentiel de réduction du noyau et les oxydations cellulaires. — *C. R. Soc. Biol. — 94. — 289. — 1926.*

— Le potentiel de réduction des cellules vertes. — *C. R. Soc. Biol. — 94. — 1347. — 1926.*

— Sur le potentiel de réduction des cellules. — *C. R. Soc. Biol. — 95. — 604. — 1926.*

— On intracellular oxydation-reduction potential. — *Proc. of Roy. Soc. — 1927.*

Rawitscher (F.). — Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. I. — *Zeitschr. f. Bot. — 4. — 673-706. — 1912.*

— Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. II. — *Zeitschr. f. Bot. — 14. — 273-296. — 1922.*

Rayman (B.) et Kruis (K.). — Le noyau des Bactéries. — *Bull. intern. Ac. Sc. Bohême. — 1904.*

Reed (H.). — A study of the enzyme secreting cells in the seedlings of *Zea Mays* and *Phenix dactylifera. — Ann. of Botany. — 1906.*

Reed (T.). — The nature of the double spireme in *Allium Cepa. — Ann. of Bot. — 28. — 271-279. — 1914.*

Regaud (Cl.). Sur les mitochondries de l'épithélium séminal. Faits et hypothèses relatifs à leur constitution. — *C. R. Soc. Biol. — 1908.*

— Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les Mammifères. — *Arch. d'Anat. microsc. — 11. — 291-431. — 1910.*

— Les mitochondries, organes de la formation éclectique et pharmacopexique des cellules. — *Rev. de médecine. — 1911.*

— Mitochondries et symbiotes. — *C. R. Soc. Biol. — 72. — 244. — 1919.*

Regaud (Cl.) et Mawas (J.). — Sur la structure du protoplasme dans les cellules des canaux excréteurs et dans les cellules sérozymogènes des acini de quelques glandes salivaires des Mammifères. — *Ass. fr. des. Anat. — 1909.*

Reiche (H.). — Ueber Auslösung von Zellteilungen durch Injektion von Gewebesäften und Zelltrümmern. — *Zeitschr. f. Bot.* — 16. — *241-278. — 1924.*

Reilhes (R.). — Effets de la concentration de l'iode sur la coloration de l'amidon. — *Rev. gén. Bot. — 1931.*

Reinke (J.). — Ueber das Wachsthum und die Fortpflanzung von *Zanardinia collaris* Crouan. — *Monatsber. Berlin Akad. Wiss.— 565-578. — 1876.*

— Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen über die Cutleriaceen des Golfs von Neapel. — *Nova Acta.* — 40. — *59-96. — 1878.*

Reiss (P.). — Le pH intérieur cellulaire. — *Presses universitaires. — Paris. — 1926.*

Renaut (J.). — Les cellules connectives rhagiocrines. — *Arch. Anat. micr. — 1908.*

— Mitochondries des cellules globuleuses du cartilage hyalin des mammifères. — *C. R. Ac. Sc. — 1922.*

Rendle. — On the devenir of aleurone grains in the Lupin. — *Ann. of Botany. — 1888.*

Renner (O.). — Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischen Oenotheren. — *Biblioth. Genet.* — 9. — *1-168. — 1925.*

— Artbastarde bei Pflanzen. *Hanbuch. d. Vererbungswiss. — II. A. — 161 p. — Geb. Borniträger. — Berlin. — 1929.*

Rey (P.). — Potentiel d'oxydo-réduction et sexualité chez les Grégarines. — *C. R. Soc. de Biol.* — 107. — *611. — 1931.*

Ricard (P.). — Les constituants glucidiques des Algues brunes. — *Ann. de l'Inst. Océanogr.* — 8. — *101-184. — 1930.*

Richard (J.). — Sur le contenu cellulaire des *Fucus*. — *Rev. gén. de Bot. — 1929.*

— Sur la structure des spermatozoïdes de *Fucus*. — *C. R. Soc. de Biol. — 1932.*

Richardson (E.). — A chromosome ring in *Pisum*. — *Nature.* — 124. — *578-579. — 1929.*

Richter (O.). — Die Fortschritte der botanischer Mikrochemie. — *Zeitschr. f. Mikr.* — 22. — *1905.*

Rivett (M. F.). — The structure of the cytoplasma in the cells of *Alicularia scalaris*. — *Ann. of Botany.* — 32. — *207-214. — 1918.*

Robertson. — The function of the lipoid in mitochondria. — *Australian Journ. Exp. Biol. und Med. Sciences. — 1926.*

Robyns (W.). — Le fuseau de caryocinèse et le fuseau de cytocinèse dans les divisions somatiques des Phanérogames. I. — *La. Cellule.* — 34. — *365-454. — 1924.*

— *Idem.* II. — *Ibid.* — 37. — (Vol. jubil. Grégoire III). — *143-178. — 1926.*

— L'origine et les constituants protoplasmiques des cellules à raphides de *Hyacinthus orientalis*. — *La Cellule. — 1928.*

— La figure achromatique sur matériel frais, dans les divisions somatiques des Phanérogames. — *Ibid.* — 39. — *83-119. — 1929.*

Rofio. — Sobre la estructura de las Cianoficeas. — *Boll. de L. R. Soc. Esp. Hist. nat.* — *1918.*

Rosenberg (O.). — Ueber die Befruchtung der *Plasmopara alpina* (Johans.). — *Bihang till Kungl. Svensk. Vetenskapsk. Handl.* — 28. — *20 p.* — *1903.*

— Ueber Reduktionstheilung in *Drosera*. — *Meddel. Stock. Hogs. Bot. Inst.* — *1904.*

— Ueber die Tetradenteilung eines *Drosera*-bastardes. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 22. — *47-53.* — *1904.*

— Ueber die Individualität der Chromosomen in Pflanzenreich. — *Flora.* — 93. — *251-259.* — *1904.*

— Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. — *Bot. Notiser.* — *1-24.* — *1905.*

— Ueber die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 24. — *157-161.* — *1906.*

— Zur Kenntnis der præsynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung. — *Sv. Bot. Tidskr.* — 1. — *398-410.* — *1907.*

— Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. — *Bot. Tidskr.* — 28. — *143-170.* — *1907.*

— Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. — *K. Svensk. Vet. Akad. Handl. N. S.* — 43. — *1-65.* — *1909.*

— Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. — *Svensk. Bot. Tidskr.* — 3. — *64-77.* — *1909.*

— Ueber die Apogamie bei *Chondrilla juncea*. — *Svensk. bot. Tidskr.* — 6. — *915-919.* — *1912.*

— Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. — *Svensk. bot. Tidskr.* — 11. — *145-206.* — *1917.*

— Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. — *Archiv. för Botanik.* — 15. — *1-16.* — *1918.*

— Weitere Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse in *Crepis*. — *Svensk Bot. Tidskr.* — 14. — *319-326.* — *1920.*

— Zum Mechanismus der diploiden Kernteilung in Pollenmutterzellen. — *Arch. för Bot.* — 20. — *1-5.* — *1926.*

— Die semi-heterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. — *Hereditas.* — 8. — *305-338.* — *1927.*

— Homeotypic division in uninucleate pollen-mother-cells. — *Hereditas.* — 9. — *285-288.* — *1927.*

Rückert (J.). — Zur Eireifung bei Copepoden. — *Anat. Hefte.* — 4. — *261-351.* *1894.*

Rudolph. — Chondriosomen und Chromatophoren. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1922.*

Ruhland (W.). — Studien über die Befruchtung von *Albugo Lepigoni* und einiger Peronosporeen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 39. — *135-166.* — *1904.*

— Ueber die Verwendbarkeit vitaler Indikatoren zur Ermietlung Plasmareaktion. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1922.*

Rulhand (W.) et Wetzel (K.). — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — *42.* — *3-14.* — *1924.*

Rumjantzew et Kerdrowsky. — Untersuchungen über Vitalfärbung einiger Protisten. — *Protoplasma.* — *1926.*

Russo. — Recherches ultramicroscopiques touchant l'action des divers agents externes sur les conditions de vie du protoplasme. — *Archives inter. de Physiologie. — 1910.*

— De la signification des aspects que présentent à l'ultramicroscope les cellules vivantes ou mortes. — *Arch. int. de Physiologie. — 1910.*

Růzicka (V.). — Die Zytologie der sporenbildender Bakterien und ihr Verhältnis zur Chromidialehre. — *Zentr. f. Bakt.* — II, 23. — *289-300. — 1909.*

Rybin (V. A.). — Polyploïd hybrids of *Nicotiana Tabacum* L. × *N. rustica* L. — *Bull. appl. Bot. Plant Breed.* — 17. — *191-240. — 1927.*

Rysselberghe (van). — Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant. — *Rec. Instit. Bot. Univ. Brux.* — 5. — *209. — 1901.*

Sachs (J.). — Traité de Botanique (Trad. de van Tieghem). — *L. Savy, édit., Paris, 1874.*

— Beiträge zur Zellenlehre. — *Flora. — 1892.*

Sakamura (T.). — Ueber die Kernteilung bei *Vicia Cracca* L. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 28. — *131-147. —1914.*

— Ueber die Einschnürung der Chromosomen bei *Vicia Faba* L. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 29. — *287-300. — 1915.*

— Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandschaftverhältnisse der *Triticum*-Arten. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 32. — *151-154. — 1918.*

— Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. — *Journ. of College of Sc., Tokyo Imp. Univ.* — 39. — *221 pages. — 1920.*

— Chromosomenforschung am frischen Material. — *Protoplasma. — 1. — 537-565. — 1927.*

— Fixierung von Chromosomen mit siedendem Wasser. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 41. — *59-64. — 1927.*

Samec. — *Biochem. Zeitschr. — 1921.*

Samec et Mayer (Mme Ankora). — *C. R. Ac. d. Sc. — 1921.*

Samuels. — A pathological anatomical study of vegetal cyst formation in the genus *Anthericum.* — *Ann. of Botany. — 1923.*

Sanchez y Sanchez. — Contribucion al estudio del apparato reticular de Golgi de la cellulas vegetales. — *Bot. d. R. Soc. Esp. d. H. Nat. — Madrid. — 1922.*

— Sur la nature et la fonction de l'appareil réticulaire de Golgi. — *C. R. Ac. Sc. — 1922.*

— Contribucion al estudio histophysiologico del tegumente de la semillas. — *Bot. R. Soc. Esp. Hist. Nat. — 1923.*

Sands (Harold C.). — The structure of the chromosome in *Tradescantia virginica* L. — *Amer. Journ. of Bot.* — 10. — *343-360. — 1923.*

Sanio (C.). — Untersuchungen über die in Winter Stärke führenden Zellen der Holzköper Dicotylen Holzgewächse. — *Halle. — 1858.*

Santos (J. K.). — Differenciation among chromosomes in *Elodea.* — *Bot. Gaz.* — 75. — *42-59. — 1923.*

— Determination of sex in *Elodea.* — *Bot. Gaz.* — 77. — *353-376. — 1924.*

Sapehine (A. A.). — Ein Beweis der Individualität der Plastiden. — *Ber. d. d. bot. Ges. — 1913.*

— Untersuchungen über die Individualität der Plastiden. — *Arch. f. Zellforschung.* — 13. — *319-398. — 1915.*

Sappin-Trouffy (P.). — Recherches histologiques sur la famille des Urédinées. *Le Botaniste.* — 3. — *205-208.* — *1896.*

Sarbadhikari (P. C.). — Cytology of *Osmunda* and *Doodia*. I. On the somatic and meiotic mitoses of *Doodia.* — *Ann. of Bot.* — 38. — *1-26.* — *1924.*

Sargant (Ethel). — The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon.* — I. Oogenesis. — *Ann. of Bot.* — 10. — *445-477.* — *1896.*

— The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon.* II. Spermatogenesis. — *Ann. of Bot.* — 11. — *187-224.* — *1897.*

— On the presence of two vermiform nuclei in the fertilized embryo-sac of *Lilium martagon.* — *Proc. of the roy. Soc.* — *65.* — *163-165.* — *1899.*

Sassi. — *Mittheil. nat. Vereins a. d. Univ. Wien. jahrb., 1907.*

Sauvageau (C.). — Sur la vie indépendante des noyaux expulsés dans l'oogone des Fucacées et la possibilité de leur fécondation. — *C. R. Soc. de Biol.* — *470.* — *1911.*

— Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (*Saccorhiza bulbosa*). — *C. R. Ac. des Sc.* — 161. — *796.* — *1915.*

— Sur le mouvement propre des chromatophores. — *C. R. Ac. Sc.* — *1917.*

— Mémoires sur les Laminaires des côtes de France. — *Mém. de l'Acad. des Sc.* — 56. — *1-240.* — *1918.*

— Sur quelques Algues Floridées renfermant de l'iode à l'état libre. — *Bull. Stat. Biol. Arcachon.* — 22. — *43 p.* — *1925.*

— Sur quelques Algues Floridées renfermant du brome à l'état libre. — *Bull. Stat. Biol. Arcachon.* — 23. — *21 p.* — *1926.*

Sax (K.). — Chromosome relationships in wheat. — *Science.* — 54. — *413. 415.* — *1921.*

— Sterility in wheat-hybrids. II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids. — *Genetics.* — 7. — *513-552.* — *1922.*

— The relation between chromosome-number and morphological characters in wheat hybrids. — *Anatom. Record.* — 24. — *1923.*

Sax (K.) et Sax (H. J.). — Chromosome behavior in a genus cross. — *Genetics.* — *9.* — *454-464.* — *1924.*

Saxton (W T.). — The development of the embryo of *Encephalartos.* — *Bot. Gaz.* — 49. — *13-18.* — *1910.*

Scarth (G. W.). — The mecanism of accumulation of dyes in living cells. — *Plant Physiol.* — *1926.*

— The structural organization of plant protoplasm in the light of micrurgy. — *Protoplasma.* — 2. — *189.* — *1927.*

Scarth et Lloyd. — The role of kinoplasm in the genesis of vacuole. — *Science.* — *1927.*

Schacke (M. A.). — A chromosome difference between the sexes of *Sphaerocarpus texanus.* — *Science, N. S.* — 49. — *218-219.* — *1919.*

Schaede (R.). — Ueber das Verhalten von Pflanzenzellen gegenüber Anilinfarbstoffen. — *B. d. d. Bot. Ges.* — *1923.*

— Untersuchungen über Zelle, Kern und ihre Teilung an lebendem Objekt. — *Beitr. z. Biol. der Pflanzen.* — 14. — *231-260.* — *1925.*

— Ueber die Struktur des Ruhekernes. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 44. — *298-300.* — *1926.*

Schaffner (J. H.). — The division of the macrospore nucleus. — *Bot. Gaz.* — 23. — *430-452.* — *1897.*

SCHAFFNER (J. H.). — Karyokinesis in the root tips of *Allium Cepa*. — *Bot. Gaz.* — 26. — *430-452.* — *1898.*

— A contribution to the life history and cytology of *Erythronium*. — *Bot. Gaz.* — 31. — *369-387.* — *1901.*

— The nature of the reduction division and related phemonema. — *Ohio Nat.* — 5. — *1905.*

— Chromosome reduction in the microsporocytes of *Lilium tigrinum*. — *Bot. gaz.* — 41. — *183-191.* — *1906.*

— Synapsis and synizesis. — *Ohio Nat.* — 7. — *1907.*

— The reduction division in the microsporocytes of *Agave virginica*. — *Bot. Gaz.* — 47. — *198-214.* — *1909.*

SCHAUDINN. — Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. — *Arch. f. Protist.* — 1. — *1902.*

— Bacillus sporonema. — *Arch. f. Protist.* — *2.* — *421.* — *1903.*

SCHERRER (A.). — Die Chromatophoren und Chondriosomen von *Anthoceros*. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1913.*

— Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommem von Chondriosomen bei *Anthoceros*. — *Flora.* — 105. — *1-56.* — *1915.*

SCHIKORRA (W.). — Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Monascus*. — *Zeitschr. f. Bot.* — 1. — *379-410.* — *1909.*

SCHILLER (J.). — Ueber die Entstehung der Plastiden aus den Zellkern. — *Österr. Bot. Zeitschr.* — *1909.*

— Ein neuer Fall von Mikrosporenbildung bei *Chaetoceras Lorenzianum* Grün. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 27. — *351-361.* — *1909.*

— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. I. Die Kerne von *Antithamnion cruciatum*, f. *tenuissima* Hauck und *Antithamnion Plumula* (Ellis) Thur. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 49. — *267-306.* — *1911.*

— Ueber den Verlauf der Kernteilung bei *Capparis* mit Dauerchromosomen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 69. — *491-500.* — *1928.*

SCHILLING. — Anatomische biologische Untersuchungen über die Schleimbildungen der Wasserpflanzen. — *Flora.* — *1894.*

SCHIMPER (W.). — Untersuchungen über das Wachstum der Stärkekörner. — *Bot. Ztg.* — *1881.*

— Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. — *Bot. Ztg.* — *1883.*

— Ueber Chlorophyllkörner, Stärkebildner und Färbkörper. — *Bot. Zentr.* — *1883.*

— Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — *1885.*

SCHMIDT (E. W.). — Pflanzliche Mitochondrien. — *Progressus rei botanicae.* — *1912.*

— Das Verhalten von Spirogyrazellen nach Einwirkung der Zentrifugalkräfte. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1916.*

SCHMIDT (P.). — Morphologie und Biologie der *Melosira varians*. — *Int. Rev. d. Hydrobiol. u. Hydrograph.* — 11. — *114-147.* — *1923.*

— Ist die scharfe Trennung zwischen zentrischen und pennaten Diatomeen haltbar ? — *Int. Rev. d. Hydrobiol. u. Hydrogr.* — 17. — *274-288.* — *1927.*

Schmitz (Fr.). — Die Chromatophoren der Algen. — *Bonn.* — *1882.*

— Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — *1884.*

Schneider (E.). — Ueber die Plasmolyse als Kennzeichen lebender Zellen. — *Zeitsch. f. wiss. Mikroskopie.* — *1925.*

Schratz (E.). — Ueber Korrelationen zwischen Zellgrösse und Chloroplastenbau bei Moosen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — *1921.*

Schreiber (E.). — Zur Kenntnis der Physiologie und Sexualität höherer Volvocales. — *Zeitschr. f. Bot.* — 17. — *337-376.* — *1925.*

Schubotz. — Beitrage zur Kenntnis der *Amœba Blattae* und *Amœba proteus.* — *Arch. f. Protist.* — *1905.*

Schürhoff (P. N.). — Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von *Ranunculus acris.* — *Jahrb. j. wiss. Bot.* — 55. — *1915.*

— Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern. — *Flora.* — 110. — *52-66.* — *1918.*

— Das Verhalten des Kerns in den Knollchenzellen von *Podocarpus.* — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 37. — *373-379.* — *1919.*

— Die Zytologie der Blütenpflanzen. — *1 vol.* — *792 p.* — *F. Enke, édit., Stuttgart, 1926.*

Schussnig (B). — Ueber den Zellkern der Protophyten. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 37. — *193-204.* — *1919.*

— Die Bedeutung der Zytologie für die Systematik der Protophyten. — *Verh. Zool. Bot. Gesellsch. Wien.* — 73. — *50-54.* — *1923.*

— Die Kernteilung bei *Cladophora glomerata.* — *Öster. bot. Zeitschr.* — 72. — *199-222.* — *1923.*

— Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen (Ein historicher Rückblick). — *Öster. bot. Zeitschr.* — 79. — *58-77.* — *1930.*

Schustow (L. von). — Ueber Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium Cepa.* — *Arch. f. Zellforsch.* — 11. — *340-385.* — *1913.* — (Cf. aussi : *Anat. Anzeig.* — 43. — *15-30.* — *1913.*)

Schuurmans Stekhoven (J. H. Sr). — Die Teilung der *Trypanosoma Brucei,* Plimm. u. Bradf. — *Arch. f. Protistenk.* — 40. — *158-180.* — *1919.*

Schwartz. — Die morphologische und chemische Zusammensetzung der Protoplasma. — *Beitr. z. Biol. der Pflanzen.* — *1887.*

Schwartz (W.). — Ueber die Ursachen und das Zustandekommen der Panaschierung bei einiger Formen der *Selaginella Martensii.* — *Protoplasma.* — *1930.*

Schweizer (G.). — Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Ascobolus citrinus,* n. sp. — *Zeitschr. f. Bot.* — 15. — *529-556.* — *1923.*

Schweizer (J.). — Polyploïdie und Geschlechtsverteilung bei *Splachnum sphaericum* (Linn.) Swartz. — *Flora.* — 16. — *1-72.* — *1923.*

Schwemmle (J.). — Vergleichend-zytologische Untersuchungen an Onagraceen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — *42.* — *238-243.* — *1924.*

— Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — *67.* — *849-876.* — *1928.*

Schweschnikowa (I. N). — Karyological studies on *Vicia.* — *Bull. appl. Bot. Plant Breed.* — *17.* — *37-72.* — *1927.*

Seifriz (W.). — Observations on the structure of protoplasm by aid of microdissection. — *Biol. Bull.* — 34. — *307-424.* — *1918.*

— Viscosity values of protoplasm as determined by microdissection. — *Bot. Gaz.* — 70. — *360-386.* — *1920.*

Seifriz (W.). — A method for inducing protoplasma streaming. — *The New Phytol. 1922.*

— Reaction of protoplasma to salts and antagonistic action of salts and alcohol. — *Bot. Gaz. — 1923.*

— New material for microdissection. — *Protoplasma. — 1927.*

— The structure of protoplasm. — *Biol. Proc. Cambr. Phil. Soc.* — 4. — *76-102. — 1929.*

— The alveolar structure of protoplasm. — *Protoplasma.* — 9. — *177. — 1930.*

Senjaninova (M.). — Das Verhalten des Nucleolus und der Trabanten während der somatischen Mitosen und der Reifeteilungen bei *Ranunculus acer* L. — *Zeitschr. f Zellf. und mikrosk. Anat.* — 3. — *417-430. — 1926.*

— Origin of plastids during sporogenesis in Mosses. — *Zeitsch. f. Zellforschung. — 1927.*

— Chondriokinese bei *Nephrodium molle. — Zeitsch. f. Zellforschung.* — 6. *1927.*

Seyfert (R.). — Ueber Schnallenbildung im Paarkernmyzel der Brandpilze. — — *Zeitschr. f. Bot.* — 19. — *577-601. — 1927.*

Sharp (L. W.). — Spermatogenesis in *Equisetum. — Bot. Gaz.* — 54. — *89-119. — 1912.*

— Spermatogenesis in *Marsilia. — Bot. Gaz.* — 58. — *419-431. — 1914.*

— Somatic chromosomes in *Vicia. — La Cellule.* — 29. — *297-331. — 1914.*

— Somatic chromosomes in *Tradescantia. — Americ. Journ. of Bot.* — 7. — *341-354. — 1920.*

— Structure of large somatic chromosomes. — *The Bot. Gaz.* — 88. — *349-382. — 1929.*

— Einführung in die Zytologie (traduit en allemand et refondu par R. Jaretzky). — *733 p. — Borntraeger, Berlin, 1931.*

Shaw (W. R.). — Ueber die Blepharoplasten bei *Onoclea* und *Marsilia. — Ber. d. deutsch. bot. Gesells.* — 16. — *177-184. — 1898.*

Shear (C. L.). et Dodge (B. O.). — Life-histories and heterothallism of the bread-mold fungi of the *Monilia sitophila* group. — *Journ. of Agric. Res.* — 34. — *1019-1042. — II Pl. — 1927.*

Sheffield (F. M. L.). — Chromosome linkage in some *Oenothera*, with special reference to some F_1 Hybrids. — *Proc. Roy. Soc. B.* — 105. — *207-230. — 1929.*

Shinke (Namio). — On the spiral structure of chromosome in some higher plants. — *Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ.* — 5. — *239-245. — 1930.*

Showalter (A. M.). — Studies in the cytology of the Anacrogyneae. I. Antherozoids. — *Ann. of Bot.* — 40. — *691-708. — 1926.*

— II. Fertilization in *Riccardia pinguis. — Ibid.* — *40. — 713-726. — 1926.*

— III. Fertilization in *Fossombronia angulosa. — Ibid.* — 41. — *37-46. — 1927.*

— IV. Fertilization in *Pellia Fabbroniana. — Ibid.* — 41. — *409-417. — 1927.*

Simonet (M.). — Recherches cytologiques et génétiques chez les *Iris. — Bull. Biol. de la France et de la Belgique.* — 66. — *255-444. — 1932.*

Sinoto (Y.). — On the extension of the nuclear substance in *Iris japonica* Thb . — *Bot. Mag. Tokyo.* — 35. — *1921.*

Sinoto (Y). — On the nuclear divisions and partial sterility in *Oenothera Lamarckiana* Ser. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 36. — *92-98.* — *1922.*

— On chromosome behaviour and sex determination in *Rumex acetosa* L. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 38. — *153-161.* — *1924.*

— Notes on the histology of a giant and an ordinary form of *Plantago.* — *Bot. Mag. Tokyo.* — 39. — *159-166.* — *1925.*

— Microsporogenesis in *Oenothera sinuata* L. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 41. — *225-234.* — *1927.*

— On the chromosome number and the unequal pair of chromosomes in some diœcious plants. — *Proc. Imp. Ac. Tokyo.* — 42. — *175.* — *1928.*

Skupienski (F. X.). — Recherches sur le cycle évolutif de certains Myxomycètes. — *Thèse, Paris. 1920.*

— *C. R. Ac. des. Sc.* — 184. — *1927.*

— Sur la coloration vitale du *Didymium nigripes* (Fr.). Note préliminaire. — *Acta Soc. Bot. Poloniae.* — 6. — *203-213.* — *1929.*

— Influence du rouge neutre sur le développement de certains Myxomycètes. — *Acta Soc. Bot. Poloniae.* — 8. — *133-140.* — *1931.*

Small (H.). — Ion concentration in plant cells and tissues. — *Protoplasma Monographien II.* — *Berlin.* — *1929.*

Smet (E. de). — Chromosomes, prochromosomes et nucléoles dans quelques Dicotylées. — *La Cellule.* — 29. — *335-377.* — *1914.*

Smirnow. — Ueber die Mitochondrien und Golgischen Bildung analogen Struktur in einigen Zellen von *Hyacinthus orientalis.* — *Anat. Hefte.* — *1907.*

Smith (Miss C. M.). — Development of *Dionaea muscipula.* I. Flower and seed. — *Bot. Gaz.* — 87. — *507-530.* — *1929.*

Smith (Francis E.-W.). — On direct nuclear divisions in the vegetative mycelium of *Saprolegnia.* — *Ann. of Bot.* — *37.* — *63-73.* — *1923.*

Smith (H. L.). — A contribution to the life history of the Diatomaceae. — *Proc. Am. Soc. Micr.* — *Pts I and II.* — *1886-1887.*

Sorokina (O. N.). — On the chromosomes of *Aegilops* species (en russe ; résumé anglais). — *Bull. appl. Bot. and Plant Breeding.* — *19.* — *523-532.* — *1928.*

Sorokine (H.). — A study of meiosis in *Ranunculus acris.* — *Amer. Journ. of Bot.* — *14.* — *76-84.* — *1927.*

— The chromosomes of *Ranunculus acris.* — *Amer. Natur.* — *61.* — *571-574.* — *1927.*

— Cytological and morphological investigations on gynodimorphic and normal forms of *Ranunculus acris.* — *Genetics.* — 12. — *59-83.* — *1927.*

— Idiograms, nucleoli and satellites of certain Renunculaceae. — *Amer. Journ. of Bot.* — 16. — *407-420.* — *1927.*

Souèges (R.). — Sur la présence de protoplasme supérieur (ergastoplasme) dans les antipodes de Renonculacées. — *Bull. Soc. bot. Fr.* — *1910.*

Sou Jou Tsinen. — Recherches sur l'histologie des plantes panachées et le mécanisme cytologique de la panachure. — *Thèse doctorat ès sciences.* — *Nancy.* — *1924.*

Spek (J.). — Neue Beiträge zum Problem der Plasmastrukturen. — *Zeitschr. f. Zellen u. Gewebelehre.* — *1924.*

Spessard (E. A.). — Fertilization in a living *Oedogonium.* — *Bot. Gaz.* — 89. — *385-393.* — *1930.*

Sponsler. — The structure of the starch grain. — *Am. Journ. of Botany.* — *1922.*

Sprumont (G.). — Chromosomes et satellites dans quelques espèces d'*Ornithogalum*. — *La Cellule*. — 38. — *269-292*. — *1928*.

Stahl. — Zur Biologie der Myxomyceten. — *Bot. Ztg*. — *1884*.

Stauffacher (H.). — Die Rolle des Nucleins in der Fortpflanzung. — *Verhandl. schweiz. nat. ges. 94 Jahreswers*. — 1. — *1911*.

Stephens (E.). — The embryosac and embryo of certain *Penaeaceae*. — *Ann. of. Bot*. — 23. — *363-378*. — *1909*.

Stevens (F. L.). — The compound oosphere of *Albugo Bliti*. — *Bot. Gaz*. — 28. — *149-176* ; *225-245*. — *1899*.

— Gametogenesis and fertilization in *Albugo*. — *Bot. Gaz*. — 32. — *77-98* ; *157-169* ; *238-261*. — *1901*.

— Studies in the fertilization of Phycomycetes. — *Bot. Gaz*. — 34. — *420-425*. — *1902*.

Stock. — Beitrag zur Kenntnis der Proteinkristalle. — *Cohn's. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*. — *1893*.

Stoklasa. — Ueber die Verbreitung und physiologische Bedeutung des Lecithins in der Pflanze. — *Sitz. der. Kais. Akad. der Wissenschaft in. Wien math. nat. Klasse, 1895-1896*. — *Zeitschr. physiol. Chemie*. — 25. — *1928*.

Stomps (Th. J.). — Kerndeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea* L. — *Amsterdam*. — *162 pages*. — *1910* (Cf. aussi : *Biol. Zentralbl*. — *31*. — *257-320*. — *1910*).

— Erblichkeit und Chromosomen (Traduction allemande, d'après le hollandais, par P. Dall'Armi). — *G. Fischer, Iena, 1923*.

Storck (H. E.). — Studies in the genus *Taraxacum*. — *Bull. of the Torrey bot. Club*. — 47. — *199-210*. — *1920*.

Stoughton. — The morphology and cytology of *Bacterium Malvacearum*. — *Proc. of the Royal Society*. — *1929*.

Stout (A. B.). — The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aquatilis*. — *Arch. für Zellforsch*. — 9. — *114-141*. — *1912*.

Strasburger (Ed.). — Die Coniferen und die Gnetaceen. — *1872*.

— Ueber Befruchtung und Zelltheilung. — *Leipzig*. — *1877*.

— Ueber Polyembryonie. — *Ien. Zeitschr. f. Naturwiss*. — 12. — *647-670*. — *1878*.

— Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zellteilung. — *Bot. Zeitung*. — 37. — *1879*.

— Ueber ein zu Demonstrationen geeignetes Zellteilungsobjekt. — *Sitz. Ber. Ien. Gesell. Med. Nat*. — 93. — *1879*.

— Ueber Zellbildung und Zelltheilung. — *III*te *Aufl*. — *G. Fischer*. — *Iena*. — *1880*.

— Ueber die Teilungsvorgänge der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. — *Arch. f. mikr. Anat*. — 21. — *476-590*. — *1882*.

— Ueber den Bau und das Wachstum der Zellhäute. — *G. Fischer*. — *Iena*. — *1882*.

— Die Kontroversen der indirekten Kerntheilung. — *Arch. f. mikr. Anat*. — 23. — *246-304*. — *1884*.

— Ueber Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche nebst einem Anhang über Befruchtung. — *Histologische Beiträge*. — 1. — *1-258*. — *1888*.

STRASBURGER (Ed.). — Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden, und das Wesen der Befruchtung. — *Histologische Beiträge.* — 4. — *49-158.* — *1892.*

— Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsvorgang der Organismen. — *Biol. Centralbl.* — 14. — *817-838.* — *849-866.* — *1894.*

— The periodic reduction of the number of the chromosomes in the life-history of living organisms. — *Ann. of Bot.* — 8. — *281-316.* — *1894.*

— Karyokinetische Probleme. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 28. — *151-204.* — *1895.*

— Das botanisches Praktikum. — *G. Fischer, Iena, 1897.*

— Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus.* — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 30. — *351-374.* — *1897.*

— Ueber Cytoplasmastrukturen, Kern und Zellteilung. — *Jarhb. f. wiss. Bot.* — 30. — *375-405.* — *1897.*

— Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. — *Histologische Beiträge.* — 6. — *1-224.* — *1900.*

— Ueber Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 36. — *493-610.* — *1901.*

— Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum.* — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 37. — *477-526.* — *1902.*

— Ueber Reduktionsteilung. — *Sitzungsber. Koenigl. Preuss. Akad. Wiss.* 18. — *587-614.* — *1904.*

— Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte die sich aus ihr ergeben. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 41. — *88.* — *164.* — *1904.*

— Typische und allotypische Kerntheilung. — *Jarhb. f. wiss. Bot.* — 42. — *1-71.* — *1905.*

— Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung. — *Iena.* — *Gustav Fischer.* — *1905.*

— Zur Frage eines Generationswechsels bei Phaeophyceen. — *Bot. Zeit.* — 62. — *2-7.* — *1906.*

— Apogamie bei *Marsilia.* — *Flora.* — 97. — *123-191.* — *1907.*

— Ueber die Individualität der Chromosomen und die Propfhybriden-Frage. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 44. — *482-555.* — *1907.*

— Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. — *Jarhb. f. wiss. Bot.* — 45. — *479-570.* — *1908.*

— Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. — *Histologische Beiträge.* — 7. — *1-124.* — *1909.*

— Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 47. — *245-288.* — *1910.*

— Chromosomenzahl. — *Flora.* — 100. — *398-446.* — *1910.*

— Ueber geschlechtbestimmende Ursachen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 48. — *427-520.* — *1910.*

— Kernteilungsbilder bei der Erbse. — *Flora.* — 102. — *1-23.* — *1911.*

— Pflanzliche Zellen und Gewebelehre. — *Kult. Gegenwart.* — 2. — *1-174.* — *1913.*

STRASBURGER (Ed.) und MOTTIER (D. M.). — Ueber den zweiten Teilungs-

schritt in Pollenmutterzellen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 15. — *1898.*

Strohl. — Leçons de Physico-chimie. — *Masson, éd.* — *1930.*

Strugger (S.). — Untersuchungen über den Einfluss der Wasserstoffionen auf den Protoplasma der Wurzelhaaren von *Hordeum vulgare.* — *Sitz. Ber. der Ak. d. wiss. in Wien. math. naturw. Kl.* — *1926.*

Suessenguth (K.). — Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen. — *Flora.* — *N. F.* — 14 (174). — *313-328.* — *1921.*

Sulc (K.). — Pseudovitellus und änliche Gewebe der Homopteren sind symbiotische Saccharomyceten. — *Sitzungsberichte der König. Böhm. Gesellsch. der Wissenschaften in Prag.* — *1910.*

Svedelius (N.). — Ueber den Generationswechsel bei *Delesseria sanguinea.* — *Svensk bot. Tidskr.* — 4. — *260-324.* — *1911.*

— Ueber die Tetradenteilung in den vielkernigen Tetrasporangiumanlagen. bei *Nitophyllum punctatum.* — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 32. — *48-57.* — *1914.*

— Zytologisch-Entwicklungs-Geschichtliche Studien über *Scinaia furcellata.* — *Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal.* — *Sér. IV.* — 4. — *1-55.* — *1915.*

— Einige Bemerkungen über Generationswechsel und Reduktionsteilung. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 39. — *178-187.* — *1921.*

— An evaluation of the structural evidences for genetic relationships in plants : Algae. — *Proceed. of* the intern. Congr. of Pl. Sc. — 1. — *457-471.* — *1929.*

Swellengrebel. — Zur Kenntnis der Zytologie des *Bacillus maximus buccalis.* — *Centr. f. Bakt.* — *1906.*

— Sur la cytologie comparée des Spirochètes et des Spirilles. — *Ann. Inst. Pasteur.* — *1907.*

— Zur Kenntnis der Zytologie der Bakterien. — *Centr. f. Bakt.* — *1907.*

— La volutine des Trypanosomes. — *C. R. Soc. biol.* — *1908.*

— Weitere Untersuchungen über die vergleichende Zytologie der Spirillen und Spirochaeten. — *Centr. f. Bakt.* — *1909.*

— Untersuchungen über die Zytologie einiger Fadenbakterien. — *Arch. of Physiologie.* — *1909.*

— Note on the Cytology of *Calothrix fusca.* — *Quat. Journ. of micr. Sciences, 1910.*

Swingle (W. T.). — Zur Kenntnis der Kern und Zelltheilung bei den Sphacelariaceen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 30. — *296-350.* — *1897.*

Sykes (M. G.). — Nuclear Division in *Funkia.* — *Arch. f. Zellforsch.* — 1. — *380-398.* — *1908.*

— Anatomy and histology of *Macrocystis pirifera* and *Laminaria saccharina.* — *Ann. of. Bot.* — 22. — *291.* — *1908.*

— Note on the nuclei of some unisexual plants. — *Ann. of Bot.* — 23. — *341.* — *1909.*

Täckholm (G.). — On the Cytology of the genus *Rosa.* — *Svensk bot. Tidskr.* — 14. — *300-311.* — *1920.*

— Zytologische Studien über die Gattung *Rosa.* — *Acta Horti Bergiani.* — 7. — *97-381.* — *1922.*

Täckholm (G.) et Söderberg (E.). — Ueber die Pollenentwicklung bei *Cinna-*

momum nebst Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentypus. — *Ark. f. Bot.* — 15. — *1-14.* — *1917.*

— Neue Beispiele der simultanen und suksessiven Wandbildung in den Pollenmutterzellen. — *Svensk. bot. Tidskr.* — 12. — *189-201.* — *1918.*

Tahara (M.). — Ueber Kernteilung bei *Morus.* —. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 24. — *281-291.* — *1910.*

— Cytological Studies on *Chrysanthemum.* — *Bot. Mag. Tokyo.* — 28. — *489-494.* — *1914.*

— Cytological investigation on the root-tips of *Helianthus annuus*,with special reference to the behavior of the nucleolus. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 29. — *1-5.* — *1915.*

— Cytological Studies on *Chrysanthemum.* II. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 29. — *5-17.* — *1915.*

— Parthenogenesis in *Erigeron annuus.* — *Bot. Mag. Tokyo.* — 29. — *245-254.* — *1915.*

— Cytologische Studien an einigen Kompositen. — *Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo.* — 43. — *1-54.* — *1921.*

Takamine (N.). — On the effect of ultraviolet Rays upon nuclear division of plant [illegible]. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 37. — *109-112.* — *1923.*

Taylor (W. R.). — Cytological studies on *Gasteria.* I. Chromosome shape and individuality. — *Americ. Journ. of Bot.* — 11. — *51-59.* — *1924.*

— The chromosome morphology of *Veltheimia*, *Allium* and *Cyrtanthus.* — *Americ. Journ. of Bot.* — 12. — *104-115.* — *1925.*

— Cytological studies on *Gasteria.* II. A comparison of the chromosomes of *Gasteria*, *Aloe*, and *Haworthia.* — *Americ. Journ. of Bot.* — 12. — *219-223.* — *1925.*

— Chromosome constrictions as distinguishing characteristics in plants. — *Americ. Journ. of Bot.* — 12. — *238-244.* — *1925.*

— Chromosome morphology in *Fritillaria*, *Alstrœmaria* and other genera. — *Americ. Journ. of Bot.* — 13. — *179-193.* — *1926.*

Teleszynsky (H.). — Le cycle du chromosome. I. Observations vitales sur les poils staminaux de *Tradescantia virginiana* L. — *Acta Soc. Bot. Polon.* — 7. — *381-433.* — *1930.*

Terby (Mlle J.). — La constance du nombre des chromosomes et de leurs dimensions dans *Butomus umbellatus.* — *La Cellule.* — 32. — *197-225.* — *1920.*

— Etude cytologique et histologique sur la reviviscence chez les Mousses. — *Ac. R. Belgique.* — *1924.*

Thom (C.). — The process of fertilization in *Aspidium* and *Adiantum.* — *Trans. Acad. Sci. Saint-Louis.* — 9. — *285-314.* — *1899.*

Thomas (R.). — Recherches cytologiques sur le tapis staminal et sur les éléments polliniques des Angiospermes. — *Thèse doctorat en Pharmacie.* — *Paris.* — *1931.*

— Sur la cytologie de *Bacillus Calmettei*, nov. spec. — *C. R. Soc. de Biologie.* — 105. — *859.* — *1930.*

Thompson (W. P.). — Lethal factor in Cereals. — *Proc. West. Can. Soc. Agr.* — 3. — *53-59.* — *1922.*

— The correlation of characters in hybrids of *Triticum durum* and *Tr. vulgare.* — *Genetics.* — 10. —*285-304.* — *1925.*

THOMPSON (W. P.). — Chromosome behavior in a cross between wheat and rye. — *Genetics.* — 11. — *317-332.* — *1926.*

— Chromosome behavior in triploid wheat hybrids. — *Journ. of. Genetics.* — 17. — *43-48.* — *1926.*

— Characters of common wheats in plants with fourteen chromosomes. — *Trans. Roy. Soc. Can. Sect.* — 21. — *273-277.* — *1927.*

THURET (G.). — Recherches sur la fécondation des Fucacées, suivies des observations sur les anthéridies des Algues. — *Ann. des Sc. Nat. Bot., Sér. IV.* — 2 et 3. — *1854-1855.*

TIEGHEM (VAN Ph.). — Note sur les globules amylacés des Floridées et des Corallinées. — *Ann. Sc. nat. Bot., Ve Sér.* — 3. — *315.* — *1865.*

— Recherches physiologiques sur la germination. — *Ann. Sc. nat.* — *1875.*

— Hydroleucites et grains d'aleurone. — *Journ. de Botanique.* — *1888.*

— Traité de Botanique. — *1891.*

TIMBERLAKE (H. G.). — Development and structure of the swarm spores of *Hydrodictyon.* — *Trans. Wis. Acad. Sci.* — 13. — *486-522.* — *1902.*

TIMMEL. — Zentrifugationversuche über die Wirkung chemischer Agentien, insbesondere des Kaliums, über die Viskosität des Protoplasma. — *Protoplasma.* — *1927.*

TISCHLER (G.). — Ueber die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 42. — *545-578.* — *1906.*

— Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 25. — *376-383.* — *1907.*

— Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. — *Arch. f. Zellforschung.* — 1. — *33-151.* — *1908.*

— Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens. I. — *Arch. f. Zellforsch.* — 5. — *622-670.* — *1910.*

— Chromosomenzahl-, - Form und -Individualität im Pflanzenreiche. — *Progr. Rei Bot.* — 5. — *164-284.* — *1915.*

— Allgemeine Pflanzenkaryologie. — *in* K. Linsbauer, *Handbuch der Pflanzenanatomie.* — *1 Abt.* — 1 *Teil.* — *2 Bd. Berlin Borntraeger.* — *1921-1922.*

— Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. — *Tabulae Biologicae.* — 4. — *83 p.* — *W. Junk.* — *Berlin.* — *1927.*

— Ueber die Verwendung der Chromosomenzahl für phylogenetische Probleme bei den Angiospermen. — *Biol. Zentralbl.* — 48. — *321-345.* — *1928.*

— Untersuchungen über die Zytologie pflanzlicher Species-Bastarde mit gleichen Chromosomenzahlen der Eltern. — *Proc. Internat. Congr. Pl. Sc. Ithaca.* — 1. — *821-830.* — *1929.*

TISON (A). — Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotylédones. — *Thèse Sciences, Caen, 1900.*

TREUB (M.). — Recherches sur les Cycadées. *3.* Embryogénie du *Cycas circinalis.* — *Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg.* — 4. — *1-11.* — *1884.*

TRÖNDLE (A.). — Ueber die Kopulation und Keimung von *Spirogyra.* — *Bot. Zeitung.* — 65. — *187-216.* — *1907.*

— Ueber die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. — *Zeitschr. f. Bot.* — 3. — *593-619.* — *1911.*

Tröndle (A.). — Der Nukleolus von *Spirogyra* und die Chromosomen höherer Pflanzen. — *Zeitschr. f. Bot.* — 4. — *721-747.* — *1912.*

Trow (A. H.). — The Karyology of *Saprolegnia*. — *Bot. Gaz.* — 9. — *609-652.* — *1895.*

— Observations on the biology and Cytology of a new variety of *Achlya americana*. — *Ann. of Bot.* — 13. — *131-179.* — *1899.*

— Observations on the biology and cytology of *Pythium ultimum* n. sp. — *Ann. of Bot.* — 15. — *269-312.* — *1901.*

— On fertilization in the Saprolegnieae. — *Ann. of Bot.* — 18.— *541-570.* — *1904.*

Tschenzoff (B.). — Die Kernteilung bei *Euglena viridis*. — *Arch. f. Protistenk.* — 36. — *137.* — *1916.*

Tschermak (E.) et Bleier (H.). — Ueber fruchtbare *Aegilops*-Weizen Bastarde. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 44. — *110-132.* — *1926.*

Tschernoyarow (M.). — Ueber die Chromosomenzahl und besonders beschaffene Chromosomen im Zellkerne von *Najas major*. — *Ber. d. d. bot. Gesell.* — 32. — *248-300.* — *1878.*

Tschirch (A.). — Angewandte Pflanzenanatomie. — *1889.*

Tschirch (A.) et Kritzler (H.). — Microchemische Untersuchungen über die Aleuronkörner der Pflanzen. — *Ber. d. deutsch. pharm. Ges.* — 10. — *214.* — *1900.*

T'Serclaes (J. de). — Le noyau et la division nucléaire dans le *Cladophora glomerata*. — *La Cellule.* — 32. — *313-327.* — *1922.*

Tswett. — Etude de physiologie cellulaire. — *Arch. Sc. nat. Genève.* — *1896.*

— Etat actuel de nos connaissances sur la chlorophylle. — *Rev. gén. Sciences.* — *1912.*

Tupper (W. W.) et Bartlett (H. H.). — A comparison of the wood structure of *Oenothera stenomeres* and its tetraploid mutation *gigas*. — *Genetics.* — 1. — *177-184.* — *1916.*

Twiss (W. C.). — A study of plastids and mitochondria in Preissia and Corn. — *Amer. Journ. of Bot.* — 6. — *217-234.* — *1919.*

Ulrich. — Die Rolle der Chloroplasten bei der Eiweissbildung in den grünen Pflanzen. — *Zeitsch. of. Bot.* — *1924.*

Ursprung (A.) et Blum (G.). — Dürfen wir die Ausdrücke osmotischer Wert, osmotischer Druck, Turgordruck, Saugkraft synonym gebrauchen ? — *Biol. Zentralbl.* — 40. — *193.* — *1920.*

— Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, etc... — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 63. — *1.* — *1924.*

Valcanover (R.). — Contribution à l'étude de la réduction dans l'*Oenothera biennis*. — *La Cellule.* — 37. — *203-223.* — *1926.*

Varitchak (B.). — Contribution à l'étude du développement des Ascomycètes. — *Thèse doctorat ès Sciences.* — *Paris.* — *1931.*

— Les mouvements du protoplasma chez un Ascomycète, le *Sordaria funicola*. — *C. R. A. Sc.* — 193. — *779.* — *1931.*

Vejdowsky (F.). — Ueber den Kern der Bakterien und seine Teilung. — *Centr. f. Bakt.* — *1904.*

— Zum Problem der Vererbungsträger. — *Kön. Böhm. Gesell. Wiss.* — *Prag.* — *1912.*

— Structure and development of the living matter. — *Prague.* — *1927.*

Vérain et Chaumette. — Le pH en biologie. — *Masson.* — *1927.*

VERMINSKI. — Ueber die Natur der Aleuronkörner. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1888.*

VERNE (J.). — Les pigments tégumentaires des Crustacés décapodes. — *Thèse doctorat ès Sciences. — Sorbonne. — 1921.*

— Le protoplasme cellulaire, système colloïdal. — *Doin, éd. Paris. — 1923.*

— Les pigments dans l'organisme animal. — *Encycl. scient. — Doin, éd. — 1926.*

— Couleurs et pigments des êtres vivants. — *Collect. Armand Colin. — 1930.*

VERRIER (Mlle). — Sur les particularités de l'appareil mitochondrial de quelques cécidies. — *C. R. Ac. Sc. — 1928.*

VERWORN (M.). — Der körnige Zerfall. Ein Beitrag zur Physiologie des Todes. — *Arch. Gen. — 1896.*

— Psychophysiologische Protistenkunden. — *Iena. — 1889.*

— Die Bewegung der lebendigen Substanz. — *Iena. — 1892.*

— Physiologie générale. — *Paris. — 1900.*

VILLARD (J.). — Contribution à l'étude cytologique des Zoochlorelles. — *C. R. Ac. Sc.* — 136. — *1903.*

VIRCHOW (R.). — Die Zellularpathologie in ihrer Begrundung auf physiologischen und pathologischen Gewebelehre. — *1859.*

VLÈS (F.). — Recherches sur le pH intracellulaire. — *Arch. Phys. bol. — 1924.*

— Considérations théoriques sur le point isoélectrique des ampholytes. — *Arch. Phys. biol. — 1925.*

— Cours de physique biologique. — *Vigot, éd. — Paris. — 1925.*

— Précis de Chimie physique. — *Vigot, éd. — Paris. — 1929.*

VOINOV (D.). — Sur l'existence d'une chondriodiérèse. — *C. R. Soc. Biol.* — 68. — *451. — 1916.*

VOLKONSKY. — Les phénomènes cytologiques au cours de la digestion intracellulaire chez quelques Ciliés. — *C. R. Soc. Biol. — 1929.*

— Les constituants cytoplasmiques du *Polytoma uvella*. Existence d'un leucoplaste. — *C. R. Soc. biol. — 1930.*

— Les substances de réserve figurés du *Polytoma uvella*. Etude descriptive et expérimentale. — *C. R. Soc. biol. — 1930.*

— Les variations du plaste de *Polytoma uvella* et son rôle dans l'assimilation des substances azotées. — *C. R. Soc. biol. — 1930.*

VONVILLER. — Ueber den Bau des Plasmas der niedersten Fungi. — *Arch. f. Protist. — 1918.*

— Ueber den Bau der Plasma der niedersten Fungi. II. *Lycogala epidendrum. — Arch. f. Protist. — 1919.*

VOUK. — Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien. — *Sitz. der K. Ak. der Wiss. in Wien. — 1910.*

— Ueber den plastidogenen Ursprung der Aleuronkörner. — *Acta Institutis Botanici R. Universitatis Zagrebiensis.* — I. — *1925.*

VRIES (Hugo DE). — Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. — *1877.*

— Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. — *Jarhb. f. wiss. Bot.* — 14. — *1. — 1884.*

— Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 16. — *465-598. — 1885.*

Vries (Hugo de). — Ueber die Bedeutung der Circulation und der Protoplasma für den Stoff-transport in der Pflanzen. — *Bot. Ztg. — 1885.*

— Ueber die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia. — Bot. Ztg. — 1886.*

— Ueber eine neue Anwendung der plasmolytischen Methode. — *Bot. Ztg.* — 45. — *393. — 1888.*

— Intrazelluläre Pangenesis. — *Iena. — 1889.*

— Espèces et variétés. — *Trad. par. L. Blaringhem. — Atcan, édit., Paris, 1909.*

— Phylogenetische und gruppenweise Artbildung. — *Flora.* — 111-112. — *208-226. — 1918.*

Vries (H. de) et Bœdijn (K.). — On the distribution of mutant characters among the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana. — Genetics.* — 8. — *233-238. — 1923.*

— Die Gruppierung der Mutanten von *Oenothera Lamarckiana. — Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 42. — *174-178. — 1924.*

— Doubled Chromosomes of *Oenothera Lamarckiana semigigas. — Bot. Gaz.* — 78. — *249-270. — 1924.*

Vries (H. de) et Gates (R. R.).— A survey of the cultures of *Oenothera Lamarckiana* et Lunteren. — *Zeitschr. Indukt. Abst. Vererb. Lehre.* — 47. — *275-286. — 1928.*

Vuillemin (P.). — Les bases actuelles de la Systématique en Mycologie. — *Progressus Rei Bot.* — 2. — *1-170. — 1907.*

— Les Champignons. Essai de classification. — *425 p. — Encycl. Scient. O. Doin, édit. Paris. — 1912.*

Wager (H.). — On the structure and reproduction of *Cystopus candidus* Lév. — *Ann. of Bot.* — 10. — *295-342. — 1896.*

— The Cell structure of the Cyanophyceae. — *Proc. Royal Soc. — 1903.*

— On the fertilization of *Peronospora parasitica. — Ann. of Bot.* — 14. — *263-279. — 1900.*

— The nucleolus and nuclear division in the root apex of *Phaseolus.* — *Ann. of Bot.* — 18. — *29-95. — 1904.*

— The life-history and cytology of *Polyphagus Euglenae. — Ann. of Bot.* — 27. — *173-202. — 1913.*

Wager et Peniston. — Cytological observations on the yeast plant. — *Ann. of Botany. — 1900.*

Wagner (N.). — Ueber den von A. Gurwitsch entdeckten spezifischen Erreger der Zellteilung (mitogenetische Strahlen). — *Biol. Zentralbl.* — 47. — *670-678. — 1927.*

— Sur la formation des plastides dans les grains de pollen de *Veratrum album. — Soc. Sc. nat. — Kiel. — 1910.*

— Sur la formation des plastides dans les grains de pollen de *Taxus baccata. — Bull. Soc. Bot. Fr. — 1914.*

— Evolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen des Angiospermes. — *Biologia generalis. — 1927.*

— Sur la formation *de novo* des chondriosomes dans le cytoplasme des cellules-mères de pollen chez les Angiospermes. — *Biologia generalis. — 1927.*

— Evolution du chondriome dans les graines de *Phaseolus multiflorus. — C. R. Ac. Sc. — 1929.*

WAGNER (N.). — Le chondriome de l'embryon chez *Cucurbita pepo* dans la graine sèche et pendant la germination. — *C. R. Ac. Sciences. — 1929.*

— Le chondriome des embryons des graines au cours de la maturation et de la germination. — *Arch. Anat. micr. — 1930.*

WAKKER (J. H.). — Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzellen. — *Jahrb. wiss. Bot.* — 19. — *423-496. — 1888.*

— Ein neuer Inhaltskörper der Pflanzenzellen. — *Jahrb. f. wiss. Bot. — 1892.*

WALDEYER (W.). — Ueber Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsvorgänge. — *Arch. f. mikrosc. Anat.* — 32. — *1-122. — 1888.*

WALKER (Norman). — On abnormal cell-fusion in the archegonium, and on spermatogenesis in *Polytrichum. — Ann. of Bot.* — 27. — *115-132. — 1913.*

WALLIN (I. E.). — On the nature of mitochondria : I Observations on mitochondria staining methods applied to Bacteria. II. Reactions of Bacteria to chemical treatment. — *Am. Journ. of Anatomy.* — 30. — *203-229. — 1922.*

— On the nature of mitochondria. III. The demonstration of mitochondria by bacteriological methods. IV. Comparaison study of the morphogenesis of root bacteria and chloroplast. — *Am. Journ. of Anatomy.* 30. — *451-471. — 1922.*

WALTER (H.). — Plasmaquellung und Wachstum. — *Zeitschr. f. Bot.* — XVI. — *353. — 1924.*

WALTON. — A comprehensive survey of starch Chemistry. — *New-York. — 1928.*

WARBURG (O.). — Ueber Eisen, den sauerstoffübertragenden Bestandteil des Atmungsferment. — *Biochem. Zeitschr.* — 152. — *479. — 1924.*

— Ueber die Wirkung des Kohlenoxyd auf den Stoffwechsel der Hefe. — *Bioch. Zeitschr.* — 177. — *471. — 1926.*

— Ueber die Wirkung von Kohlenoxyd und Stickoxyd auf Atmung und Gärung. — *Biochem. Zeitschr.* — 189. — *354. — 1927.*

WARBURG (O.) et NEGELEIN (E.). — Ueber die Reduktion der Salpetersaüre in grünen Zellen. — *Biochem. Zeitschr.* — 110. — *66. — 1920.*

WEBBER (H. J.). — Peculiar structures occurring in the pollen tube of *Zamia. — Bot. Gaz.* — 23. — *453-459. — 1897.*

— The development of the antherozoid of *Zamia.* — *Idem.* — 24. — *16-22. — 1897.*

— Notes on the fecondation of *Zamia* and the pollen tube apparatus of *Ginkgo. — Idem.* — 24. — *225-235. — 1897.*

— Spermatogenesis and fecondation in *Zamia.* — *U. S. Dept. Agric. Bureau Plant Ind.* — *2. — 1-100. — 1901.*

WEBER (Friedl). — Theorie der Meristembildung. — *Die Naturwissenschaften.* — 12. — *8 p. — 1924.*

— Ueber die Beurlichung der Plasmaviskosität nach der Plasmolyseform. Untersuchungen an *Spirogyra. — Zeitschr. f. wiss. Mikr. und f. mik. Technik. — 1925.*

— Plasmolyseform und Kernform funktionieren der Schliesszellen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 64. — *687-701. — 1925.*

— Schrauben Plasmolyse bei Spirogyra. — *B. d. deutsch. Bot. Ges. — 1925.*

— Orientation nouvelle dans l'étude du protoplasma. — *Scientia. — 1926.*

WEBER (Friedl). — Cytoplasma und Kern Zustandsänderungen bei Schliesszellen. — *Protoplasma.* — *1927.*

— Protoplasmatische Pflanzenanatomie. — *Protoplasma.* — *1929.*

— Zentrifugierung und Protoplasma Viskosität. — *Protoplasma.* — 7. — *245.* — *1929.*

— Vakuolenkontraktion, Tropfenbildung und Aggregation in Stomatazellen. — *Protoplasma* — 9. — *245.* — *1930.*

— Vakuolenkontraktion vital gefärbter *Elodea*-Zellen. — *Protoplasma.* — 9. — *245.* — *1930.*

WEBER (Friedl) et HOHNEGGER. — Reversible Viscositätserhöhung der Protoplasma bei Kälte. — *B. d. d. bot. Ges.* — *1923.*

WEEVERS (Th.). — Concerning the function of coffein in the metabolism of *Paullinia cupana.* — *Proc. Köning. Ak. V. Wet. t. Amsterd.* — 29. — *1926.*

WEIER (T. E.). — A comparison of the meiotic prophases in *Oenothera Lamarckiana* and *Oenothera Hookeri.* — *La Cellule.* — 39. — *271-306.* — *1930.*

— Notes on the plastid and other cytoplasmatic bodies during sporogenesis and spermatogenesis in *Polytrichum commune.* — *Proc. of the nat. Acad. of Science.* — *1930.*

WENRICH (D. H.). — The individuality of chromosomes. — *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* — 60. — *55-136.* — *1916.*

WENT (F. A. F. C.). — Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* — 19. — *295-356.* — *1888.*

— Die Vakuolen in den Fortzpflanzungzellen der Algen. — *Bot. Ztg.* — *1899.* — *Bot. Centr.* — 67. — *1888.*

— Morphological and histological peculiarities of the Podostemonaceæ. — *Proceed. of the Int. Congr. of Pl. Sc.* — 1. — *351-358.* — *1929.*

WERMEL et SASSUCHINE. — Untersuchungen über die Kernsubstanzen und die Methode ihrer Darstellung. — *Zeitsch. f. Zellforschung.* — *1927.*

WERTH (E.) et LUDWIGS (K.). — Zur Sporenbildung bei Rost- und Brandpilzen. — *Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.* — 30. — *522-528.* — *1912.*

WEST (C.) et LECHMERE (A. E.). — On chromatic extrusion in pollen mothercells of *Lilium candidum.* — *Ann. of Bot.* — 29. — *285-291.* — *1915.*

WESTBROOK (M. A.). — Contribution to the cytology of tetrasporic plants of *Rhodymenia palmata.* — *Ann. of Bot.* — 42. — *149-172.* — *1928.*

WETTSTEIN (F. von). — Das Vorkommen von Chitin und seine Verwertung als systemphylogenetisches Merkmal im Pflanzenreich. — *Sitzber d. Akad. d. Wiss. in Wien.* — *1921.*

— Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrassen. — *Biol. Zentralbl.* — 43. — *71-83.* — *1923.*

— *Ibid.* II. — *Biol. Zentralbl.* — 44. — *145-168.* — *1924.*

WIEBEN (M.). — Die Infektion... und die Kopulation bei Exoasceen. — *Forsch. a. d. Gebiet d. Pflanzenkrankheit.* — 3. — *139-176.* — *1927.*

WIELAND (H.). — Ueber den Mechanismus der Oxydationsvorgänge. — *Erg. Physiol.* — 20. — *477.* — *1922* et *Ann. der Chem.* — CCCCXXXVI. — *229.* — *1924.*

WIESNER (J.). — Ueber das Verhalten des Phloroglucins und einiger verwandter Körper zur verholzten Zellmembran. — *Sitzber d. Kais. Ak. d. Wiss. in Wien.* — 77. — *1878.*

WIGAND. — Botanische Untersuchungen. — *1854.*

WILCKE (J.). — Karyologische Untersuchungen an drei Saisonformen des *Alectrolophus hirsutus*. — *Osterreich. bot. Zeitschr.* — 79. — *78-93.* — *1930.*

WILLE (N.). — Siebhyphen bei den Algen. — *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* — 3. — *29.* — *1885.*

WILLIAMS (J. L.). — Studies in the Dictyotaceae. I. The cytology of the tetrasporangium and the germinating tetraspore. — *Ann. of Bot.* — 18. — *141-160.* — *1904.*

— II. The cytology of the gametophyte generation. — *Ann. of Bot.* — 18. — *183-204.* — *1904.*

— The gametophyte and fertilization in *Laminaria* and *Chorda*. — *Ann. of Bot.* — 35. — *603-607.* — *1921.*

WILLIAMS (May M.). — Cytology and phylogeny of the Siphonaceous Algae. I. The cytology of the gametangia of *Codium tomentosum* Stackh. — *Proceed. Linn. Soc. N. S. Wales.* — 50. — *98-111.* — *1925.*

WILLSTAETTER (R.). — Chlorophyll. — *in Abderhalden, Biochem. Handlexikon.* — 6. — *1.* — *1911.*

— Untersuchungen über Chlorophyll. Ueber die ersten Umwandlungen der Chlorophyll. — *Liebigs Ann. d. Chemie.* — *1911.*

— Ueber Fortschritte in der Enzym Isolierung. — *Ber. d. d. chem. Ges.* — 59. — *12.* — *1926.*

— Sauerstoffübertragung in der lebenden Zelle. — *Ber. d. d. chem. Ges.* — 59. — *1871.* — *1926.*

WILLSTAETTER (R.) et STOLL (A.). — Untersuchungen über Chlorophyll. — *Berlin.* — *1913.*

— Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensaüre. — *Berlin.* — *1913.*

— Untersuchungen über Anthocyan. — *Liebigs Annalen Chemie.* — *1913. 1915* et *1917.* — *Ber. d. d. bot. Ges.* — *1914.*

WILLSTAETTER et HUG. — Isolierung des Chlorophylls. — *Ann. Chem.* — *1911.*

WILLSTAETTER et ESCHER. — Farbstoff der Tomaten. — *Zeitsch. phys. Chemie.* — *1910.*

WILSON (M.). — On spore formation and nuclear division in *Mnium hornum*. — *Ann. of Bot.* — 23. — *1909.*

— Preliminary note on the spermatogenesis of *Mnium hornum*. — *Ann. of Bot.* — 24. — *1910.*

— Spermatogenesis in the Bryophyta. — *Ann. of Botany.* — 25. — *415-457.* — *1911.*

WILSON (Ed. B.). — On protoplasmic structure. — *Journ. of morph.* — *1899.*

— The physical basis of life. — *Science.* — 57. — *1923.*

— Le chondriome des spermatozoïdes. — *Proc. of the nat. Acad. of Sc.* — *1916.*

— The Cell in development and heredity. — *Mac Millan, éd., New-York.* — *1925.*

WINGE (O.). — The pollination and fertilization process in *Humulus lupulus* L. and *H. japonicus* Sieb. et Zucc. — *C. R. trav. Labor. de Carlsberg.* 11. — *1-46.* — *1914.*

— The chromosomes, their number and general importance. — *C. R. trav. Labor. Carlsberg.* — 13. — *131-275.* — *1917.*

— On sex chromosomes, sex determination and preponderance of females in some dioecious plants. — *C. R. Trav. Labor. Carlsberg.* — 15. — *1-25.* — *1923.*

WINGE (O.). — Contributions to the knowledge of chromosomes numbers in plants. — *La Cellule. — Vol. Jubilaire V. Grégoire. — 306-324. — 1925.*

— Das Problem der Jordan-Rosen'schen *Erophila* Kleinarten. — *Cohn's Beitr. Biol. Pflanz. — 14. — 313-334. — 1926.*

— Chromosome behavior in male and female individuals of *Vallisneria spiralis* and *Najas marina. — Genetics. — 18. — 99-107. — 1927.*

— Zytologische Untersuchungen über die Natur maligner Tumoren. I. « Crown Gall » der Zuckerrübe. — *Zeitschr. f. Zellforsch. u. Mikrosk. Anat. — 6. — 397-423. — 1927.*

WINIWARTER (H. de). — Sécrétion nucléaire dans le canal déférent humain. — *La Cellule. — 36. — 291-310. — 1925.*

WINKLER (H.). — Ueber Merogonie und Befruchtung. — *Jahrb. f. wiss. Bot. — 36. — 753-775. — 1901.*

— Ueber Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.). — *Ber. d. deutsch. bot. Ges. — 22. — 573-580. — 1904.*

— Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. — *Progressus Rei Botanicae. — 2. — 293-454. — 1908.*

— Ueber die Nachkommenschaft der *Solanum*-Propfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. — *Zeitschr. f. Bot. — 2. — 1-38. — 1910.*

— Ueber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. — *Zeitschr. f. Bot. — 8. — 417-531. — 1916.*

— Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich. — *G. Fischer. Iena, 1920.*

WINOGRADSKY (S.). — Recherches sur les organismes de la nitrification. — *Ann. Instit. Pasteur. — 4. — 213, 257, 760. — 1890.*

— Ueber Schwefelbakterien. — *Bot. Ztg. — 45. — 493. — 1887.*

WISSELINGH (C. VAN). — Ueber den Nukleolus von Spirogyra (Ein Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese). — *Bot. Zeit. — 56. — 195-226. — 1898.*

— Ueber Kerntheilung bei *Spirogyra* (dritter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese). — *Flora. — 87. — 353-386. — 1900.*

— Untersuchungen über *Spirogyra* (vierter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese). — *Bot. Zeit. — 60. — 115-138. — 1902.*

— On the nucleolus and karyokinesis in *Zygnema. — Rec. Trav. Bot. Néerl. — 11. — 1-13. — 1914.*

— 10. Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. — *Beih. z. bot. Zentralbl. — 38. — 273-354. — 1921.*

— On the tests for tannin in the living plant and on the physiological significance of tannin. — *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam. — 265-705. — 1910.*

— Die Zellmembrane. — *In Linsbauer Handb. der Pflanzenanatomie. — Berlin. — Bornträger, éd. — 1925.*

WOLFE (J. J.). — Cytological studies on *Nemalion. — Ann. of Bot. — 18. — 607-630. — 1904.*

WOLLENWEBER. — Das Stigma von *Haematococus. — Ber. d. d. bot. Ges. — 1907.*

WOODBURN (W. L.). — Spermatogenesis in certain Hepaticae. — *Ann. of Bot. — 25. — 299-313. — 1911.*

— Spermatogenesis in *Blasia pusilla. — Ann. of Bot. — 27. — 93-101. — 1913.*

WOODBURN (W. L.). — Spermatogenesis in *Mnium affine* var. *ciliaris* (Grev). C. M. — *Ann. of Bot.* — 29. — *441-456.* — *1915.*

WOODWORTH (R. H.). — Cytological studies in the Betulaceae. I. *Betula.* — *The Bot. Gaz.* — 87. — *331-362.* — *1929.*

— Cytological studies in the Betulaceae. II. *Corylus* et *Alnus.* — *The Bot. Gaz.* — 88. — *383-399.* — *1929.*

WOOLERY (R.). — Meiotic divisions in the microspore-mother-cells of *Smilacina racemosa* (L.) Desf. — *Ann. of Bot.* — 29. — *471-482.* — *1915.*

WOYCICKI (Z.). — Ueber die mitochondrienänhliche Gebilde in den Gonokonten und Gonie bei *Malva sylvestris.* — *Sitz. wiss. Ges. Warschau.* — *1912.*

— Die Tapetenzellen und Periplasmodium bei einigen Vertretern der Malvaceen. — *C. R. Soc. Varsovie.* — *1916.*

— Quelques remarques à propos de mes recherches sur la formation du pollen des Malvacées. — *Acta Societatis Botanicorum Poloniae.* — *1923.*

WURMSER (R.). — Oxydations et réductions. — *Paris.* — *1930.*

— Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. — *Archiv. Phys. biol.* — 1. — *33.* — *1921.*

— Le rendement énergétique de la photosynthèse chlorophyllienne. — *Ann. Physiol. et Ph. Chim. biol.* — 1. — *47.* — *1925.*

WURMSER (R.) et GELOSO (J.). — Sur le potentiel d'oxydation des glucides. — *Journ. Chim. Phys.* — 25. — *641.* — *1928.*

— Sur le potentiel d'oxydation des solutions de glucides. — *Journ. Chim. Phys.* — 26. — *424.* — *1929.*

— Etude des solutions actives de glucose. — *Journ. Chim. Phys.* — 26. — *447.* — *1929.*

— Sur les potentiels d'oxydo-réduction intracellulaires. — *C. R. Soc. Biol.* — 104. — *135.* — *1930.*

WYLIE (R. B.). — Sperms of *Vallisneria spiralis.* — *Bot. Gaz.* — 75. — *191-202.* — *1923.*

YAMAHA (G.). — Ueber die Lebendbeobachtung der Zellstrukturen, nebst dem Artefaktproblem in Pflanzenzytologie. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 40. — *172.* — *1926.*

— Experimentelle zytologische Beiträge. I. Mitt. : Orientierungsversuche an den Wurzelspitzen einiger Pflanzen. — *Journ. Fac. Sc. Imp. Univ. Tokyo.* — 2. — *1-214.* — *1927.*

YAMAHA (G.) and SINOTO (Y.). — On the behavior of the nucleolus in the somatic mitosis of higher plants, with microchemical notes. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 39. — *205-219.* — *1925.*

YAMANOUCHI (S.). — The life history of *Polysiphonia violacea.* — *Bot. Gaz.* — 42. — *401-449.* — *1906.*

— Apogamy in *Nephrodium.* — *Bot. Gaz.* — 44. — *142-146.* — *1907.*

— Sporogenesis in *Nephrodium.* — *Bot. Gaz.* — 45. — *1-30.* — *1908.*

— Spermatogenesis, oogenesis and fertilization in *Nephrodium.* — *Bot. Gaz.* — 45. — *145-175.* — *1908.*

— Apogamy in *Nephrodium.* — *Bot. Gaz.* — 45. — *289-319.* — *1908.*

— Mitosis in *Fucus.* — *Bot. Gaz.* — 47. — *173-197.* — *1909.*

— Cytology of *Cutleria* and *Aglaozonia.* — *Bot. Gaz.* — 48. — *380-386.* — *1909.*

— Chromosomes in *Osmunda.* — *Bot. Gaz.* — 49. — *1-12.* — *1910.*

YAMANOUCHI (S.). — On the life history of *Zanardinia collaris* Crouan (a preliminary note). — *Bot. Mag. Tokyo.* — 25. — *10-12.* — *1911.*

— The life-history of *Cutleria.* — *Bot. Gaz.* — 54. — *441-502.* — *1912.*

— The life-history of *Zanardinia.* — *Bot. Gaz.* — 56. — *1-35.* — *1913.*

— Life-history of *Corallina officinalis*, var. *mediterranea.* — *Bot. Gaz.* — 72. — *90-96.* — *1921.*

YASUI (K.). — On the life history of *Salvinia natans.* — *Ann. of Bot.* — 25. — *469-483.* — *1911.*

— On the behaviour of chromosomes... of some... *Papaver* hybrids. — *Bot. Mag. Tokyo.* — 35. — *154-167.* — *1921.*

— Further studies on genetics and cytology of artificially raised interspetific hybrids of *Papaver.* — *Bot. Mag. Tokyo.* — 41. — *235-261.* — *1927.*

ZACH. — Cytologische Untersuchungen an den Rostflecken des Getreides und die Mycoplasmatheorie Eriksson. — *Sitz. Kais. Ak. Wiss. nat. Kl.* — *1910.*

ZACHARIAS (E.). — Ueber die Zellen der Cyanophyceen. — *Abhandlungen aus dem Gebiete der naturwissench. Bot.* — *1893.*

— Ueber das Verhalten des Zellkernes in wachsenden Zellen. — *Flora.* — 81. — *1895.*

— Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. — *Progr. Rei Botanicae.* — 3. — *67-258.* — *1910.*

ZALESKI (W.). — Ueber die Rolle des Lichtes bei der Eiweissbildung in den Pflanzen. — *Ber. d. d. bot. Ges.* — 27. — *56.* — *1909.*

ZICKER. — Beitrag zum Volutinvorkommen in Pilze. — *Centr. f. Bakt.* — *1922.*

ZIMMERMANN (A.). — Ueber die Proteinkristalloïde. — *Beitr. z. Morph. und Physiol. der Pflanzenzellen.* — *1890.*

— Ueber bisher nicht beobachtete Inhaltskörper der Assimilationsgewebe. — *Beitr. z. Morph. und Phys. der Pflanzenzellen.* — *1890.*

— Ueber Elaioplasten. — *Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzellen.* — *1893.*

— Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. — *Iena.* — *1896.*

— Die botanische Mikrotechnik. — *Lampssachen.* — *Tübingen.* — *1898.*

ZIMMERMANN (W.). — Zur Entwicklungsgeschichte und Zytologie von *Volvox.* — *Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot.* — 60. — *256-294.* — *1912* ,

ZIRKLE (C.). — The structure of chloroplasts in certain higher plants. — *Ann. Journ. bot.* — *1926.*

— The growth and development of plastids in *Lunularia vulgaris. Elodea canadensis, Zea mays.* — *Am. Journ. of Botany.* — *1927.*

— The effect of Hydrogen-ion concentration upon the fixation image of various salts of uranine. — *Protoplasma.* — *1928.*

— Fixation images with chromates and acetates. — *Protoplasma.* — *1929.*

ZOPF. — Ueber einen neuen Inhaltskörper in pflanzlichen Zellen. — *B. d. d. bot. Ges.* — 5. — *275.* — *1887.*

ZWEIBAUM (J.). — Sur la coloration des graisses dans la cellule vivante. — *C. R. Soc. Biol.* — *1923.*

ZWEIBAUM (J.) et MANGENOT (G.). — Application à l'étude histochimique des Végétaux d'une méthode permettant la coloration vitale et postvitale des graisses de la cellule végétale. — *C. R. Soc. Biol.* — *1923.*

TABLE DES NOMS D'AUTEURS

Aaronsohn, 967.
Abderhalden, 241, 402.
Abele, 224.
Acqua, 245.
Acton (Miss.), 204, 668.
Adair, 401.
Addoms, 422.
Afzelius, 680, 854, 971.
Akerman, 317, 325, 508.
Albrecht, 405.
Alexeieff, 508, 622, 623.
Ali-Cohen, 492.
Alilaire, 430.
Allen (C. E.), 263, 670, 710, 809, 817, 882, 883, 928.
Allen (Miss I.), 809.
Allen (Miss R.), 1020.
Allorge, 520.
Altmann, 44, 48, 49, 289,
Alvarado, 79, 123, 125. 138, 149.
Andrews, 213, 681.
Arens, 263, 711.
Arloing, 622.
Armand, 809.
Armstrong, 643.
Arnaud, 525.
Arnold, 286, 343, 354, 655.
Arnoldi, 251, 786.
Arrhenius, 11.
Artom, 901, 902.
Ashby, 729.
Astbury, 364.
Atkins, 426.
Atkinson, 806.
Aubel, 296.
Auerbach, 175.
Augem, 547, 562.
Auger (D.), 488.
Avery, 871, 906, 910.

Babcock, 246, 804, 871, 960.
Babès, 286, 618.
Baccarini, 179.
Bachrach, 368, 459, 486.
Bach, 166, 507.
Bach-Wieg, 303.
Bachmann, 862.
Baeyer, 459, 461.
Bagghee, 222, 805, 810.
Bailey, 307, 671, 672, 675, 685, 1003, 1004.
Bainier, 868.
Baird, 761.
Bambeke (van), 581, 611, 657.
Bannier, 871.
Balbiani, 175, 244, 253.
Bally, 809.
Baly, 521, 523.
Baranetzky, 175, 237, 238.
Baranow, 231.
Barker, 521.
Bartlett, 899.
Bary (de), 21, 371, 372, 373, 376, 377, 379, 581, 749, 768, 865.
Bastion, 649.
Bataillon, 877.
Bateson, 922, 924.
Bauch, 735, 752, 870.
Baur, 862.
Beauchamp (de), 295.
Beaurepaire-Aragao (de), 195.
Beauverie, 69, 152, 307, 575, 612, 614, 615, 621, 625, 1019, 1020.
Becquerel (Ed.), 521.
Becquerel (P.), 11, 416, 479, 480, 1032.
Beer, 252, 636, 810, 813.
Behring, 623.
Belajeff, 254, 255, 263, 264, 269, 281, 714, 845.
Belar, 198.
Bellamy, 448.
Belling, 246, 871, 891, 896, 897, 900, 901, 902, 903, 904, 905, 906, 907, 908, 909, 910, 911, 912, 913, 914, 915, 916, 917, 929, 974.
Bellonci, 253.
Belval, 547, 561, 586.
Belzung, 20, 52, 98, 319, 378, 516, 550, 553, 563, 578, 578, 579, 580, 581, 611, 599, 611.
Benda, 7, 48, 49, 78, 209, 212.
Beneden (van), 5, 30, 253, 255, 281, 783, 790, 890.
Bensaude, 669, 769.
Bensley, 335.
Berger, 588.
Berghs, 182, 200, 205, 794, 808, 809.
Bergman, 5.
Bergon, 735.
Berlese, 727, 761, 771, 774, 783.
Bernal, 364.
Bernard (Ch.), 854, 875.
Bernard (Claude), v, 1, 10, 11, 12, 244, 343, 354, 477, 485, 975.
Bernard (Noël), 171, 355.
Bernardi, 517.
Berthelot (D.), 521.
Berthelot (M.), 398, 459.
Berthold, 34, 610, 630, 667, 745, 746, 748, 983.
Bertrand (G.), 464, 509, 608.
Berzine, 1008.
Bichat, 989.
Bienarcki, 486.
Bischoff, 15.
Bizzozzero, 384.
Black, 774.
Blackburn, 884, 967, 968, 970, 972.
Blackman (F. F.), 524.
Blackman (V. H.), 707, 708, 733, 762, 763, 780, 782, 783, 784, 785, 789, 830, 863.
Blakeslee, 246, 871, 880, 881, 894, 897, 900, 901, 902, 903, 904, 905, 906, 907, 908, 909, 910, 911, 912, 913, 914, 915, 916, 949, 975.
Blaringhem, 919.
Bleier, 225, 898, 965, 966.
Bobillioff-Preisser, 245, 1008.
Bocat, 663.
Boedijn, 905, 935, 948, 949.
Boehm, 365, 449.
Boissier, 967.
Bokorny, 325.
Bolles-Lee, 253.
Bolleter, 263.
Bonaventura, 51.
Bonnet (J.), 232, 348, 833, 834, 839.
Bonnevie, 802, 809, 810.
Bonnier (Gaston), 141, 479.
Bordet, 495.
Boresch, 611.
Borgert, 199, 692.
Bornet, 382.

Borovikov, 56.
Borodine, 642.
Borzi, 662.
Boubier, 37.
Boule, 220.
Bourguel, 467.
Bourquelot, 465, 584.
Boussingault, 445, 459, 461.
Bousquet, 619.
Bott, 259.
Bottazzi, 30, 282, 415, 417, 423.
Boveri, 5, 253, 256, 281, 882, 922, 1006.
Bowen, 62, 341.
Brachet, 877.
Bradford, 412.
Brand, 667.
Brandt, 286.
Brauer, 253, 865.
Braun, 310.
Brefeld, 735, 768, 826.
Bridges, 887, 925.
Briosi, 547.
Brisseau-Mirbel, 2, 3.
Brongniart, 371.
Brooks, 443, 683, 824.
Brown (H. T.), 504, 505, 549, 565.
Brown (Robert), 1, 3.
Brown (W. H.), 858.
Bruchmann, 709, 843.
Brullowa, 621.
Bruns, 630.
Brunswik, 379.
Büchner (Ed.), 466.
Büchner (P.), 251, 865.
Buller, 185.
Burgeff, 761, 821, 881.
Burian, 240.
Burlingame, 680.
Burrows, 1008.
Buscalioni, 170, 171, 173, 375, 403, 570, 572, 644.
Bütschli, 44, 76, 186, 202, 253, 254, 264, 268, 269, 618, 621, 1013, 1032.

Cadmann, 832.
Caldwell, 271, 716.
Calkins, 198, 257, 754.
Camp (van), 223.
Campbell, 779.
Cannon, 227.
Carano, 810, 813, 850.
Cardot, 486.
Carnoy, 44, 665.
Carrel, 18, 1008.
Carter, 160, 203, 204, 497, 667, 836.
Carruthers, 220, 810, 824.
Cassaigne (Mlle), 328, 331, 332, 333.
Castetter, 682, 683.
Catcheside, 949.
Caullery, 192, 193, 975.
Celakowsky, 813, 814.
Cépède, 198.
Chadefaud, 41, 138, 310, 328, 579, 580.
Chagas, 1012.
Chalaud, 124, 139, 711, 712, 713.
Chamberlain, 173, 255, 257, 271, 272, 281, 678, 707, 708, 715, 716, 717, 718, 756, 780, 781, 782, 784, 785, 845, 846, 847.
Chambers (H. S.), 683.
Chambers (R.), 35, 37, 174, 175, 213, 228, 269, 421, 427, 445, 804, 1031.
Chambers (W. H.), 1009.
Champy, 739, 891, 1008.
Charabot, 651.
Charrin, 486.
Chatton, 135, 191, 194, 196, 198, 199, 203, 204, 252, 256, 257, 258, 259, 263, 274, 276, 278, 281, 666, 740, 982, 1009, 1010, 1011, 1012, 1013, 1014.
Chauveaud (G.), 501.
Chaze, 605, 606, 607, 608.
Chemin, 630, 632, 660.
Chevreul, 361.
Chiarelli, 215.
Chiarugi, 235, 873, 878.
Chipmann, 953.
Chmielewsky, 161, 772, 814.
Chodat, 37, 44, 105, 158, 166, 177, 509, 669, 670, 692, 749, 802, 803, 804, 805, 806, 809, 889, 983, 994, 996.
Cholnoky (von), 738.
Cholodnyi, 119.
Choucroun, 690.
Christman, 222, 762, 763, 830.
Church, 800.
Cienkowski, 23.
Clark, 425, 427, 590.
Clautriau, 608.
Clausen (R. E.), 246, 871, 953, 958, 963, 964.
Clausen (S.), 804.
Claussen, 223, 723, 730, 731, 760, 766, 767, 769, 825.
Cleland, 797, 798, 799, 806, 818, 935, 936, 937, 938, 939, 940, 941, 943, 944, 945, 946, 947, 948, 949.
Clément, 152, 317.
Clowes, 38.
Cohn, 5, 508, 630.
Coker, 784.
Colin (H.), 545, 547, 561, 562, 584, 585, 586.
Collin (B.), 198.
Collins, 956, 957, 958, 959, 960.
Combes (R.), xvi, 514, 519, 594, 595, 599.
Commandon, 220, 228.
Conard, 175.
Conklin, 770.
Conrad, 980.
Cook, 832.
Correns, 880, 885, 889.
Corti (A.), 342.
Corti (B.), 39.
Corsini, 629.
Coste, 5.
Couch, 881.
Coulter, 678, 715, 784, 846, 847, 848.
Courchet, 108, 527.
Cowdry (E. V.), 76, 166, 244, 357.
Cowdry (N. H.), 63, 64, 77, 152, 153.
Craciun, 1008.
Cramer, 626.
Crato, 44, 286, 310.
Crié, 381.
Crozier, 428.
Crueger, 635.
Cugnac (de), 547, 561, 561, 586.
Cull, 198, 361, 754.
Curtel, 526.
Cutting, 863.
Czapeck, 39.
Czurda, 135, 200, 548, 749.

Dafert, 363.
Dahlgren, 854, 857, 972.
Dale, 731.
Damboviceanu, 428.
Dangeard (P. A.), 41, 62, 66, 120, 122, 142, 170, 193, 195, 198, 203, 204, 244, 245, 252, 255, 262, 278, 286, 288, 289, 299, 303, 306, 310, 311, 318, 329, 344, 350, 417, 481, 599, 612, 619, 691, 695, 696, 728, 730, 731, 732, 740, 742, 749, 760, 761, 763, 766, 767, 768, 769, 771, 772, 816, 817, 825, 863, 1032.
Dangeard (Pierre), 41, 123, 198, 289, 299, 306, 307, 318, 322, 329, 322, 330, 481, 579, 591, 599, 612, 630, 644.
Darling, 791, 794, 810, 974.
Darlington, 231, 340, 804, 974.
Darwin (C.), 325, 506, 508.
Davis (A.), 549.
Davis (B. M.), 274, 723, 727, 760, 802, 817, 871, 935, 936, 944, 948.
Debaissieux, 621.
Debeyre, 76.
Degagny, 200.
Degen, 424.
Dehorne, 197, 198, 199, 202, 662.
Delage (Y.), 877, 961.
Delaunay, 215, 229, 231.
Delitsch, 863.
Della Valle, 175, 795.
Demert, 526.
Derschau (von), 252.

Derx, 769.
Deuber, 515.
Devaux, 39, 365, 366, 468.
Devisé, 800.
Detmer, 400.
Dietrich, 573.
Digby, 182, 219, 220, 790, 799, 800, 809, 810, 811, 863, 866, 874, 902, 964.
Dittschlag, 830.
Dixon, 795.
Dobell, 187, 740.
Dodge, 769, 830, 870.
Doflein, 204.
Dognon, 484.
Dombray, 639.
Donders, 37.
Donnan, 444.
Dop, 679.
Douin (C.), 882.
Downie, 271, 716.
Drabble, 593.
Dragoiu, 687.
Dubois (R.), 490.
Duboscq, 138, 276, 740, 1012.
Ducomet, 1020.
Duesberg, 51, 739.
Duffraisse, 592.
Dufrénoy, 186, 295, 328, 326, 508, 649, 660, 1020, 1021.
Dujardin, 3, 4, 17, 29, 32, 43, 45, 1026.
Dunlop, 643.
Dunstan, 606.
Dupler, 679.
Dutrochet, 1, 3, 4, 5, 407.

Ebeling, 18.
Edson, 727, 761.
Effront, 486.
Ehrenberg, 744.
Eichhorn, 179, 180, 181, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 222, 223, 224, 230, 231, 240, 296, 427, 883.
Eidam, 768.
Eisen, 237, 793.
Emberger, 61, 72, 75, 95, 105, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 124, 138, 139, 140, 141, 142, 146, 148, 152, 153, 159, 161, 165, 303, 518, 519, 553, 602, 707, 715.
Emerson, 871, 893, 935, 949.
Engelmann, 245, 487, 493, 494, 521, 522, 665.
Entz, 199, 259, 278, 279.
Ephrussi, 1010.
Erdmann, 621.
Erlich, 286.
Ernst (A.). 135, 679, 875, 877, 878, 879.
Ernst (P.), 618.
Errera, 51, 268, 440, 605, 660, 671.
Escher, 525.
Escoyez, 262, 263, 691, 993.
Everest, 595.

Faber (von), 182.
Falkenberg, 834, 990, 992.
Famin, 77, 148.
Farenholtz, 972.
Farmer, 182, 237, 257, 262, 748, 773, 790, 809, 810, 811, 837, 863, 866, 874, 902, 964.
Farnham, 900.
Farr, 679, 682.
Faull, 222, 260, 662, 683, 684.
Fauré-Fremiet, 7, 38, 45, 48, 49, 50, 76, 77, 179, 198, 347, 405, 1026.
Fergusson, 783, 784, 785.
Feulgen, 202, 242.
Fick, 812.
Finn, 719, 788.
Fisch, 826.
Fischel, 286, 294.
Fischer (A.), 44, 63, 200, 201, 202, 619, 662.
Fischer (Ed.), 868.
Fischer (Em.), 402.
Fitting, 484, 485, 576.
Fitzpatrick, 5, 44, 48, 49, 175, 176, 179, 191, 189, 222, 253, 268, 281.
Flemming, 5, 44, 48, 175, 176, 179, 191, 206, 253, 268, 281, 791.
Fluckiger, 310.
Foa, 1012.
Foex, 626.
Fol, 253, 268.
Fortner, 346.
Föyn, 839.
Franca, 326.
Francé, 138, 326.
Franck, 497, 809.
Francini, 873.
Franquet, 180, 181, 206, 217, 547, 562.
Fraser, 220, 683, 733, 800, 824, 830, 863.
Frémy, 379.
Frey, 285, 288, 289, 364, 579.
Friedel, 404.
Fries, 170, 827, 870.
Frisendahl, 220, 809, 855.
Frommann. 175.
Frost, 246, 871.
Frye, 245, 818.
Fujii, 716.

Gabor, 690.
Gaidukov, 415, 417, 423.
Gaines, 965.
Gaiser, 235.
Gardiner, 325, 382, 508,
Garnier, 220.
Gates, 105, 800, 804, 810. 811, 813, 871, 899, 905, 915, 935. 949.
Gatin-Gruzewska, 544, 586.
Gaudechon, 521.
Gaumann, 768, 828, 864.
Gautheret, 516.
Gautier (Armand), 14, 517, 590.
Gavaudan, 124, 641, 710, 711, 712.
Gay-Lussac, 459, 466.
Geerts, 898, 935.
Geitler, 233, 736, 737, 743, 751, 841, 868.
Gelei, 804.
Genevois, 296, 457, 472.
Georgevitch, 262, 836.
Gerassimow, 245, 246, 247, 687.
Ghimpu, 214, 223, 224, 230, 231, 233, 234, 235, 236, 797, 799.
Gicklhorn, 284, 659.
Gilbert, 643.
Gilson, 361, 379.
Girard (P.), 444.
Girardet, 664.
Giroud, 79, 167.
Glaubnitz, 622.
Gley, 975.
Godlewski, 548, 570, 642.
Gœbel, 325, 508, 706.
Goetz, 1016.
Goldschmidt, 251, 927.
Golenkine, 630, 632.
Golgi, 134, 136.
Goodspeed, 871, 927, 953, 954, 955, 963.
Goris, 588, 590, 605.
Goroschankine, 696, 745, 817.
Grafe, 361, 564, 594, 599.
Graham (M.), 774.
Graham (T.), 407, 409, 412, 413.
Gran, 368.
Granier, 220, 348.
Grassé, 138, 275, 276, 277, 280, 739, 740, 1011, 1012, 1015.
Grégoire, 205, 208, 218, 220, 232, 790, 791, 792, 793, 794, 795, 796, 801, 805, 807, 808, 809, 811, 812, 919, 975.
Grégory, 924.
Grew, 2.
Griebel, 590.
Griggs, 275.
Grimme, 621.
Gruber, 244, 250.
Grünberg, 889.
Gruss, 504, 564.
Guégen, 586, 659.
Guignard, 5, 6, 137, 175, 183, 205, 255, 257, 281, 486, 505, 506, 508, 569, 586, 587, 679, 680, 681, 706, 709, 714, 715, 720, 786, 787, 788, 789, 790, 798, 814, 854, 855, 989,
Gurwitsch (L.), 689, 690.

Gurwitsch (N.), 690.
Guttenberg (von), 173, 180, 1018.
Guyénot, 892, 912, 926, 975.
Gwynne-Vaughan (Mme), 813, 824.

Haas, 427, 428, 524.
Haase-Bessell, 951.
Haberlandt, 44, 120, 245, 250, 500, 688, 689, 690, 749, 875, 877, 1008.
Haeckel, 44, 62, 120, 174, 186, 245, 250, 890.
Haecker, 770, 783, 795, 809.
Hagedoorn, 975.
Hagenbach, 158.
Hakansson, 809, 905, 935, 949, 957, 974.
Halle, 642.
Halliburton, 402.
Hamburger (C.), 621.
Hamburger (H. J.), 37.
Hammarlund, 974.
Hammet, 689.
Hanausek, 310, 363.
Hanna, 870.
Hanning, 649.
Hansen (A.), 578.
Hansen (Em. Chr.), 486, 487.
Hansteen, 310, 504, 550.
Hansteen-Cranner, 385.
Hanstein, 39, 44.
Harden, 458.
Hardy, 30, 412.
Harper, 222, 223, 254, 260, 683, 684, 730, 731, 733, 767, 768, 769, 824, 831, 862, 863.
Harrison, (J. W. H.), 887, 967, 970, 972.
Harrison (W.), 546.
Hartig, 309, 612.
Hartmann, 257, 259, 262, 274, 281, 770, 835, 839, 860, 861, 863, 1012.
Hartog, 268, 281, 723.
Harvey, 426.
Hauptfleisch, 752.
Hegelmaier, 874, 875.
Hegler, 202, 662.
Heidenhain, 253, 286.
Heilborn, 236.
Heilbron, 521.
Heilbrunn, 36, 687.
Heinricher, 659, 667.
Heitz, 231, 883, 884.
Heizenreing, 621.
Helmholtz, 10.
Helsmortel, 66.
Hemleben, 749.
Henking, 882, 883.
Henneberg, 508, 623, 625, 655.
Henneguy, 9, 12, 13, 16, 23, 24, 30, 31, 44, 200, 253, 254, 269, 281, 286, 385, 891.
Herlant, 877.
Herlitska, 159.
Hertzlik, 285.
Hertwig (O.), 5, 22, 286, 311, 747, 758, 771, 865, 890.
Hertwig (R.), 247, 250, 251, 253, 431, 673, 686, 687, 690, 754, 890.
Herwerden (van), 237, 621, 622, 625.
Herzog, 364.
Hick, 382.
Hieronymus, 662.
Hirase, 254, 715, 716.
Hirata, 887.
Hirn, 868.
Hoagland, 428.
Hoffmann, 831.
Hofker, 841.
Hofmeister (W.), 34, 813, 814.
Hofstetter, 591.
Höhnel (von), 361, 362, 370.
Hooke (Robert), 2.
Hollande, 186, 510, 617.
Hollande (Mme), 617.
Hollingshead, 871.
Holmgren, 335, 850.
Holweck, 1029, 1030.
Hopkins, 472.
Hoppe-Seyler, 240, 517,
Hoven, 51.
Hoyt, 836.
Huber, 700.
Huie, 182, 185, 508.
Huilleret, 416.
Hume (Miss), 999.
Humphrey, 254.
Hurst, 967.
Hutchinson, 784, 785.
Huxley, 10.

Ikari, 836.
Ikeno, 254, 255, 263, 271, 281, 678, 708, 710, 711, 715, 716, 731, 780.
Irvine, 456.
Irwin, 296, 456.
Ishikawa, 198, 895.
Iwanowski, 159, 513, 517.

Jahn, 256, 278, 832, 1016.
Jancke, 364.
Janicki, 276, 1014, 1015.
Jansen (H. et Z.), 2.
Janson, 508.
Janssens, 63, 66, 664, 793, 803.
Jaretzky, 151, 883, 884, 885, 886, 887, 888.
Jeffrey, 965.
Johannsen, 617.
Johnson, 855,
Jolivette, 683.
Jollos, 198, 258.
Jolly, 220, 228.
Jordan, I.
Jörgensen, 871.
Joyet-Lavergne, 167,621, 888, 889.
Juel, 181, 732, 819, 866, 872, 873.
Jung, 480.
Jungers, 675, 676, 677.
Juranyi, 679.
Jutta von Loui, 139, 317, 519.

Kachizde, 231.
Kagawa, 965.
Kajanus, 965.
Kallen, 610.
Kappen, 425.
Karpetchenko, 958, 962, 963, 964, 972.
Karrer, 544, 456.
Karsten, 267, 268, 692, 708, 736, 840, 841.
Kasanowsky, 760.
Katzunuma, 166.
Kauffmann, 237, 238, 240, 817.
Keene, 761.
Keilin, 473.
Kellicott, 692.
Kelvin (Lord), 11.
Kiehn, 183.
Kienitz-Gerloff, 183, 382.
Kihara, 886, 888, 935, 948, 965.
Kildahl, 784.
Killian, 173, 731, 825.
Kiyohara, 887.
Klason, 361.
Klebahn, 139, 161, 245, 246, 660, 748, 772, 773, 814, 817.
Klebs, 139, 161, 245, 246, 658, 659, 742, 876, 1012.
Klein, 184, 627, 660.
Klemm, 1026.
Klercker, 284, 309.
Klieneberger, 182.
Kniep, 721, 765, 767, 769, 819, 831, 834, 864, 865, 870.
Knight (Mlle), 835, 868.
Knop, 400.
Koernicke, 1029.
Kofoid, 26, 276, 1012.
Kohl, 63, 202, 662.
Köhler, 241.
Kölliker, 5, 29, 253.
Koltzoff, 740.
Kolsch, 1026.
Kossel, 240, 588, 621.
Kotte, 1009.
Kostanecki, 865.
Kozlowski, 497.
Kranzlin (Mlle), 832.
Kritzler, 614.
Krjatchenko, 373.
Kruch, 774.
Krüger, 727.
Krumbholtz, 972.
Kuckuck, 139, 704, 747, 748, 836, 868, 987.
Kuczynski, 26.

Kugler, 361, 370, 653.
Kühne, 35, 484, 486.
Kuhn, 883.
Kühner, 870.
Kulkarni, 871.
Küll, 78.
Kunstler, 44, 76, 619.
Kunze, 621.
Kurssanow, 221, 691, 770, 772, 816, 830, 831, 838.
Kusano, 855.
Küster, 161, 284, 1019, 1023.
Kützing, 743, 749.
Kuwada, 206, 208, 220, 226, 227, 238, 809.
Kylin, 137, 520, 586, 629, 630, 632, 633, 634, 667, 706, 818, 819, 835, 836, 837, 838.

Labrousse, 295.
Laguesse, 76, 356.
Lacassagne, 1029, 1030.
Lagerberg, 787, 792, 794, 797, 809.
Lagerheim (de), 819.
Laibach, 180.
Laloue, 651.
Lancefield, 925.
Land, 679, 720, 784.
Laporte, 579.
Lasseur, 664.
Laughlin, 221, 269.
Laurent, 318, 549.
Lauterborn, 264, 265, 266, 267, 268, 668.
Lapicque (L.), 30, 34, 41, 160, 415, 416, 417, 423, 445, 478, 482, 488, 498, 501, 579, 586.
Lapicque (Me), 488.
Latter, 797, 810.
Laveran, 255, 275, 280.
Lavialle, 569.
Lavoisier, 447.
Lawson, 782, 784, 809.
Lebber, 495.
Leblond, 415, 423.
Le Breton, 248, 431, 1005.
Lechartier, 448.
Le Chatelier, 440.
Lechmere, 800.
Leclerc du Sablon, 584, 642, 643.
Lecomte, 547, 1000.
Lecomte du Nouy, 166.
Lee, 372.
Leemann, 652, 653.
Lefèvre (J.), 550.
Lefèvre (R.), 368.
Legendre, 632.
Léger, 740.
Le Hénaff, 1016.
Lehfeldt, 627, 829, 858.
Lelivelt, 935, 948.
Lemmermann, 368.
Lenhossèk, 254.
Lenoir, 223, 797.
Lepeschkine, 37, 159, 400, 402.
Lepriore, 846.
Lesley-Mann, 246.
Leulier, 242.
Levi (G.), 45, 49, 50, 76, 79, 81, 165, 175, 1004.
Levine, 180, 181, 256, 680.
Lévy (R.), 665.
Lewis (L. F.) 667, 838.
Lewis (W. H. et M. R.), 45, 50, 81, 165, 175, 228, 269, 1008.
Lewitsky, 51, 52, 55, 63, 64, 120, 123, 124, 138, 226.
Leydig, 5.
Lesley, 871,
Liehr, 182.
Li Koue Tchang, 564, 565, 642.
Lilienfeld, 241, 242, 495, 509.
Lillie, 226, 227, 249, 268, 495, 509, 877.
Lindfors, 638, 830, 865.
Lindner, 381, 869.
Lindström, 639.
Linossier, 664.
Lippmaa, 597.
Litardière (de), 177, 180, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 214, 215, 216, 218, 220, 223, 224, 225, 232, 233, 234, 237, 800, 809.
List (Miss Hedi), 839.
Lister, 33, 34.
Ljungdahl, 951, 954, 955 957.
Lloyd, 284, 285, 307, 328, 590, 749, 771.
Loeb, 249, 410, 411, 414, 482, 483, 498, 499, 688, 877, 891.
Loew, 166, 325.
Lohmann, 639.
Lorbeer, 883.
Lotsy, 709, 715, 719, 819.
Loureau-Dessus, 416.
Löwschine, 297.
Lubimenko, 159, 512, 515, 523, 525, 526, 539, 572, 1020.
Lublinerowna, 547.
Lubs, 425.
Ludwigs, 830.
Lundegardh, 180, 182, 183 219, 220, 233, 809.
Lutman, 183, 204, 668, 831.
Lutz, 592.
Lutz (Miss), 897, 899, 905,
Lwoff (A.), 138, 275, 276. 278, 281, 298, 666, 739, 976, 1010.
Lwoff (Mme L.), 138, 275, 276, 281.
Lynst Zwikker, 544, 545.
Lyon, 678.

Mac Allister, 161, 853.
Macallum, 241, 212, 576.
Mac Clung, 798, 881, 882.
Mac Fayler, 480.
Machebeuf, 415.
Mackel, 888.
Mac Lean, 190.
Mac Phee, 888.
Maggi, 405, 1026.
Magnus (W.), 182.
Madelung, 249.
Magrou (J. et Mme), 690.
Maige, 165, 248, 465, 546, 549, 550, 552, 563, 564, 565.
Maire (R.), 170, 194, 195, 222, 223, 250, 260, 356, 641, 662, 683, 684, 762, 767, 769, 824, 828, 832, 870.
Malfatti, 241.
Malfitano, 545.
Malinowski, 965.
Mallison, 595.
Malpighi, 2.
Maltaux, 688, 691.
Malte, 180.
Mangin, 358, 359, 360, 364, 365, 366, 378, 379, 380, 389.
Mann (M. C.), 232, 246, 871, 956, 957, 958, 959, 960.
Manoilov, 889.
Maquenne, 480, 544, 563.
Marchal (El. et Em.), 895, 900.
Marchand, 734.
Maresquelle, 1023.
Marinesco, 166, 509.
Mark, 253.
Martens, 175, 177, 205, 212, 216, 218, 220, 221, 238, 239, 240, 421, 662, 670.
Martins-Mano, 205, 223, 809.
Marwick, 364.
Marx, 623.
Mascré, 79, 149, 252, 348, 508, 599.
Masing, 241.
Massart, 200, 490, 495, 619, 691.
Mathé (Mlle), 505, 642.
Mathews, 240.
Matruchot, 181, 448, 519, 618, 1026.
Maupas, 754.
Mawas, 621.
Mayer (André), 7, 38, 45, 49, 77, 81, 166, 404, 407, 411, 412, 417, 423, 429, 430, 431, 451, 470.
Mazé, 451, 515.
Maziarski, 252.
Mège-Mouriès, 617.
Mendel, 1, 6, 918, 919, 920, 922, 927.
Merrell, 787.
Merriman, 200, 691.
Merton, 619, 621.
Mesnard, 649.
Mesnil, 251, 255, 275, 280.
Metchnikoff, 495.

Metz, 925.
Meunier, 199, 235.
Meurman, 235, 885, 886, 887, 888, 974.
Meves, 7, 48, 49, 51, 52, 59, 60, 61, 68, 69, 78, 255, 269, 273, 275, 278, 369, 705, 812, 891, 1001.
Meyen 1, 3.
Meyer (Arthur), 67, 51, 52, 55, 57, 58, 61, 63, 97, 107, 108, 138, 155, 158, 160, 163, 182, 183, 185, 186, 202, 297, 299, 382, 527, 541, 547, 564, 565, 566, 570, 572, 573, 574, 615, 617, 618, 619, 620, 621, 623, 635, 659, 660.
Meyerhof, 451.
Mez, 15.
Michaelis, 285, 620.
Michel-Durand, 285, 590, 592.
Miehe, 496.
Mielke, 649.
Miescher, 240, 241, 242, 363.
Miklauz, 363.
Mikosch, 107.
Milde, 107.
Millot, 252.
Milne-Edwards (H.),1005.
Milovidov, 63, 74, 76, 79, 147, 149, 150, 161, 163, 226, 316, 317, 356, 357, 561, 1029.
Mirande (M.). 297, 303, 600, 601, 602, 707.
Mirande (R.), 368.
Miraton, 75, 602.
Mitzkewitsch, 200.
Miyake, 180, 263, 716, 717. 726.
Miyoshi, 494.
Modilewski, 851, 858.
Mohl (Von), 4, 29, 364, 667.
Mol (de), 231.
Moldenhauer, 3.
Molisch, 151, 170, 172, 174, 361, 363, 365, 369, 370, 374, 376, 380, 424, 429, 541, 576, 579, 585, 659, 661, 665.
Moll, 199.
Möllendorff (von), 293, 354.
Molliard, 181, 448, 516, 519, 618, 1022, 1027.
Monnier, 692.
Monod, 1029.
Monteverde, 514, 523, 525, 572, 638.
Montgomery, 810, 882, 883, 886.
Monti, 422.
Moore (B.), 515, 523, 593.
Moore (S. E. S.), 790, 798, 810.
Morat, 478.
Moreau (F.), 221, 287, 360, 384, 621, 649, 650, 660, 728, 761, 825, 862, 863, 865, 869, 1032.
Moreau (Mme F.), 221, 256, 621, 649, 650, 809, 830, 831, 862, 865, 869.
Morgan, 755, 925.
Moroff, 198.
Morquer, 1020.
Morris, 504, 507, 549, 565,
Motte, 72, 123, 124, 125, 138, 264, 707, 710, 711, 712, 713.
Mottier, 58, 59, 60, 62, 122, 123, 124, 213, 254, 257, 262, 667, 669, 670, 678, 681, 789, 790, 806, 810, 812, 836, 854.
Mosiman, 590.
Moureu, 592.
Mücke, 760.
Müller (Cl.), 205, 232, 237.
Müller (F. M.), 665.
Müller (H. J.), 925, 927.
Müller (O. F.), 749.
Mundie, 221.
Murbeck, 875, 876.
Murphy, 726, 727, 761.
Murrill, 784.
Myers, 836.
Myiake, 180, 263, 681, 716, 717, 726, 727, 756, 809.
Mylius, 545.

Nadson, 202, 565, 575, 621, 662, 1028, 1029.
Nagao, 897.
Nageotte, 164, 166, 167.
Naegler, 257, 258, 770.
Naegeli, 4, 5,107, 384, 570, 630, 891.
Namyslowski, 868.
Nardi, 135.
Nathanson, 38.
Nathansohn, 877.
Nassonow, 347.
Naudin, 1, 920, 922, 926, 927.
Naville, 926.
Nawachine (S.), 6, 229, 230, 231, 720, 786, 787. 789.
Nawachine (M.), 231, 232, 233, 871, 960, 961.
Needham (D. et F.), 428.
Nemec, 176, 182, 203, 204, 213, 223, 496, 895.
Nestler, 496, 633.
Netolitzky, 310.
Neuberg, 458, 459, 466.
Neuenstein (von), 175, 181, 182, 183.
Newton, 804.
Neyt, 253.
Nichols, 781,
Nicolosi-Roncati, 51, 508, 809.
Nicolle (Ch.), 26, 430.
Niel (van), 665.
Nienburg, 262, 263, 835, 861.
Nierenstein, 346, 593.
Niernstein, 39.
Niiious, 234, 391.
Nishimura, 279.
Nishiyama, 897.
Noack, 57, 155, 973.
Noël (R.), 81, 152, 165, 252, 367, 569, 657.
Nöller, 281.
Norén, 784.
Nothnagel, 789, 801, 810,
Nowell, 729.
Nussbaum, 244.

Oddo, 515.
Oehlkers, 819, 933, 946, 949.
Ohga, 232.
Okabe, 897.
Olive, 202, 668, 731, 830, 832.
Oliver, 382, 988.
Olitksky, 357.
Oltmanns, 139, 367, 667, 746, 814, 817, 834, 980, 985, 987, 994, 1016.
O'neal, 810.
Ono, 886, 897.
Onslow (Mme), 564.
Osawa, 810.
Osterhout, 249, 254, 445, 482, 524.
Ostwald, 482, 524.
Overeem (van)., 905.
Overton (E.), 38, 441, 445, 662, 698, 749, 814.
Overton (J. B.), 180, 205, 208, 266, 683. 809, 872, 877.

Pace, 789, 855.
Paillot, 81, 252.
Painlevé (J.), 342.
Painter, 882, 884.
Palla, 136, 245.
Palladine, 166, 539.
Palm, 851. 852.
Pantin, 428.
Parkine, 549.
Parat, 50, 81, 165, 167, 287, 307, 342, 343, 344, 345, 354, 427, 428, 739, 740.
Paravicini, 735, 831.
Pascher, 141, 368, 698, 817, 928, 979, 1009, 1010. 1011, 1012, 1014, 1016,
Pasteur, 11, 448, 451, 486.
Paulmier, 882.
Pavillard, 735.
Payne, 882.
Pearsall, 687.
Pearson, 708.
Péchoutre, 834.
Pensa (A.). 140, 141, 151, 297, 298, 325, 415, 417, 423.
Percival, 967.
Perenyi, 201.
Perrin (Jean), 409, 691.
Perrot, 647.

Persidsky, 841.
Peterfi, 188, 307.
Pethybridge, 726, 727.
Petit (A.), 188, 307, 621, 629.
Petit (P.), 750.
Petruschewsky, 202.
Pfeffer, 32, 284, 286, 325, 346, 384, 424, 428, 434, 449, 350, 490, 491, 492, 613, 614,, 748.
Pfeiffer, 582.
Pfitzer, 367.
Pflüger, 449, 451.
Philips, 202.
Pictet, 480, 608.
Pierantoni, 355.
Pischinger, 296.
Platner, 5, 790.
Poirault, 762.
Poisson, 198, 199.
Policard, 77, 242, 427, 642.
Politis, 588, 597, 633.
Poljansky, 202.
Pollacci, 242, 515.
Ponovarev, 159.
Popoff, 251.
Popovici (Mlle), 569, 610, 639, 640, 650, 651.
Portier, 355.
Posternak, 613.
Potthoff, 817.
Pratje, 243.
Pratt, 595.
Prenant (A.), 50, 348, 477, 740.
Prenant (M.), 166, 249, 252, 509, 510.
Prescher, 637.
Preston, 364.
Price, 160.
Priestley, 366, 372, 426, 521, 549, 687, 688.
Pringsheim (E. E.), 653, 689.
Pringsheim (N.), 5, 158, 626, 868, 701.
Procter, 410.
Prosina, 85.
Proskuriakow, 330.
Prowazek, 76, 195, 257, 405, 621, 832.
Punnett, 925, 945.
Purkinje, 4.
Pursewitsch, 504.
Putte (van de), 63.
Puymaly (de), 306.
Py (Mlle), 85, 87, 326, 307, 327, 371, 569, 709.

Quanjer, 660.
Quintanilha, 328, 508.

Rabl, 268.
Rabaud (Et.), 891.
Rachinsa, 622.
Raciborski, 242, 254, 257, 286, 636, 762.
Radlkofer, 184, 638.
Raggie, 769.
Ramlow, 864.
Rapkine, 249, 428, 475, 685.
Raspail, 3, 4.
Raulin, 400.
Rawine, 690.
Rawitscher, 735, 763, 831.
Reed, 507.
Rees, 804, 810, 813.
Regaud, 7, 48, 49, 50, 166, 356, 891.
Reiche, 689.
Reichenow, 621, 625.
Reichert, 5.
Reilhes, 546, 547.
Reinke, 44, 402, 833, 834, 996.
Reinhard, 550.
Reiss, 425, 427, 428.
Reiter, 690.
Remak, 5.
Rémy, 166.
Renaut (J.), 76, 289.
Renner, 931, 933, 948, 949, 972, 973, 974.
Retzius, 275, 705.
Rey (P.), 889.
Rhumbler, 268.
Ricard, 586, 622.
Richard, 622.
Richet (Ch.), 478, 486.
Richter, 11, 379.
Rickett, 774.
Rietz (du), 919.
Risse, 235.
Robertson, 166, 167, 468.
Robertson (Miss), 784, 804.
Robbins, 1009.
Robinson, 595.
Robyns, 174, 213, 583, 670.
Rochline, 565, 1028.
Rosenberg, 171, 180, 181, 182, 727, 791, 793, 794, 809, 812, 872, 873, 952, 971.
Rosenthaler, 590.
Rosenvinge, 170.
Rothert, 138.
Rouge, 166, 509.
Roux, 544, 563.
Rudolph, 56, 57, 59, 71, 122, 155.
Rückert, 770, 783, 786.
Ruhland, 151, 727.
Rulha, 403, 644.
Rusinoff, 690.
Russo, 417, 423.
Russow, 382, 547.
Rybin, 894.
Rysselbergh (van), 440.

Sachs, 9, 19, 107, 163, 284, 382, 548, 813, 814.
Sadebeck, 845.
Sainmont, 810.
Sakamura, 232, 238, 240, 804, 809. 894.
Salkind, 690.
Salter, 564.
Samec, 544, 583.
Sammel, 583.
Sands, 213, 228, 237, 683, 804.
Sanio, 107.
Santos, 810, 884.
Sapehin, 56, 57, 59, 120, 122, 124, 711.
Sappin-Trouffy, 762, 763.
Sarbadhikari, 220, 810.
Sargant, 720, 787.
Sassi, 621.
Sassuchine, 621, 622.
Satina, 889.
Sauerland, 241.
Saunders, 972.
Saussure (de), 447.
Sauvageau, 161, 163, 246, 375, 497, 498, 578, 629, 630, 632, 633, 635, 747, 833, 836.
Sax (H. J.), 957, 965.
Sax (K.), 789, 955, 956, 957, 965.
Saxton, 678.
Scarth, 35, 160, 174, 181, 284.
Schacke, 883.
Schaede, 175, 248.
Schaeffer (G.), 7, 38, 45, 49, 77, 166, 248, 404, 407, 411, 412, 416, 417, 423, 429, 430, 431, 1005.
Schaeffer, 590.
Schaffner, 257, 810.
Schardinger, 547.
Schaudinn, 187, 188, 198, 251, 735.
Schemakhanova, 838.
Scherffel, 868.
Scherrer, 56, 57, 122, 123, 155.
Schikorra, 825.
Schiller, 180, 183, 206, 216, 286, 773.
Schimper (W.)., 1, 6, 7, 51. 52, 55, 61, 97, 98, 108, 114, 138, 158, 160, 161, 163, 164, 508, 529, 549, 553, 564, 565, 566, 570, 576, 642, 658.
Schleicher, 1, 5, 189, 191.
Schleiden, 4, 5, 29, 674.
Schmidt (C. L. A.), 428.
Schmidt (E.), 590, 679.
Schmidt (E. W.), 152.
Schmidt (J.), 610.
Schmidt (P.), 840, 841.
Schmidt, 595.
Schmitz, 4, 5, 29, 135, 136, 161, 175, 569, 771, 817.
Schneider, 405.
Schottlander, 182.
Schopfer, 889.
Schrammen, 691.
Schratz, 889.
Schreiber, 817.
Schreiner, 806.
Schuboltz, 621.
Schukowsky, 690.
Schultze (M.), 5, 193.
Schünemann, 832.

Schürhoff, 189, 190, 496, 674, 872, 875.
Schussnig, 203, 204, 630, 633, 838, 839, 886.
Schustow (von), 221, 241, 812.
Schützenberger, 401.
Schuurman, 281.
Schwann, 45.
Schwartz (F.), 44, 158, 1026.
Schwartz (V.), 519.
Schweizer, 862, 900.
Schwemmle, 809, 948.
Seifriz, 35, 37, 484, 485.
Seiler, 882, 902.
Senft, 515.
Senjaninova, 123, 231.
Senn, 161, 163, 255, 280, 497, 595.
Sertorius, 638.
Setchell, 988.
Seyfert, 764.
Seyot, 582.
Sharp, 151, 205, 208, 213, 218, 220, 232, 237, 238, 257, 263, 264, 270, 271, 710, 714, 715, 804, 858, 884, 885, 886.
Shaw, 263, 264, 270, 714, 715, 779.
Shear, 769.
Sheffield, 949.
Shibata, 182.
Shinke, 238.
Shove, 237, 810.
Showalter, 774, 775, 776, 777, 778, 888.
Shull, 948.
Siebold, 5, 159.
Siedentopf, 408.
Simonet, 236, 971.
Sinéty (de), 882.
Sinoto, 223, 232, 800, 810, 886, 887.
Skupienski, 296, 306, 345, 832.
Slator, 692.
Small, 427, 582.
Smet (de), 205, 224
Smirnow, 51.
Smith (Miss C. M.), 794.
Smith (Erwin), 171.
Smith (E. W.), 689, 692.
Smith (H. L.), 5, 253, 264.
Snell, 220.
Söderberg, 679, 680.
Solla, 659.
Solereder, 638.
Solms-Laubach, 378.
Sorokina, 229, 231.
Sou Jou Tsinen, 519.
Souèges, 348.
Spencer, 686.
Spek, 687.
Spessard, 702, 748.
Sponsler, 364, 542.
Sprumont, 231.
Stahelin, 591.
Stahl, 490, 862.
Stalfelt, 692.
Stauffacher, 251.
Steil, 713.
Stekhoven, 281.
Stephens, 851, 853.
Stern, 1028.
Stevens, 198, 726, 727, 760.
Stock, 185.
Stoklasa, 159, 515, 517, 574.
Stoll, 460, 469.
Stomps, 233, 809, 871, 897, 899.
Stoppel, 733.
Stoughton, 186.
Stout, 180, 220, 188. 791.
Strasburger, I, 5, 6, 9, 29, 31, 44, 135, 161, 174, 175, 182, 183, 200, 205, 237, 254, 255, 257, 262, 274, 281, 337, 382, 384, 496, 498, 667, 669, 670, 674, 675, 678, 679, 680, 681, 707, 708, 720, 773, 786, 787, 788, 790, 794, 802, 805, 808, 809, 814, 837, 841, 842, 866, 872, 875, 890, 993, 1016.
Sturgis, 862.
Sturtevant, 925.
Suessenguth, 812, 876.
Sugiura, 810.
Sulc, 355.
Suschkoff, 550.
Sutton, 922.
Svedelius, 256, 658, 680, 701, 817, 818, 838, 859.
Sveshnikova, 231.
Swezy, 1007.
Swellengrebel, 187, 202, 621.
Swezy, 276, 1012.
Swingle, 254, 262, 669, 993.
Sykes, 988.

Tackholm, 236, 679, 680, 965, 967, 969, 970.
Tahara, 223, 682, 971.
Tandy, 824.
Tangl, 382.
Tanret, 380.
Taylor, 229, 321, 232, 798.
Teissier, 665.
Teleszynski, 212, 238,240.
Terby, 232, 278.
Thaxter, 722.
Thielman, 1008, 1009.
Thom, 779, 780.
Thompson, 965, 966.
Thuret, 5, 382, 747.
Tichomirow, 310.
Tieghem (van), 51, 479. 505, 644, 657, 660, 814,
Tiffany, 374.
Timberlake, 274, 670.
Tischler, 171, 180, 184, 235, 236, 252, 496, 809, 810.
Tison, 194, 195, 370, 583, 832.
Tobler, 495.
Tokugawa, 590.
Torsten, 787.
Townsend, 245.
Transeau, 928.
Tréboux, 550,
Tretjakow, 874, 875.
Treub, 678, 679, 709, 818.
Treviranus, 39.
Tröndle, 200, 772, 798, 816.
Trow, 723, 726, 727, 760, 820.
Trumble, 649.
Tschenzoff, 197, 198, 199.
Tschermak, 966.
Tschernovarow, 231.
Tschirch, 158,363, 379, 614.
T'Serclaes, 203, 204, 288, 691.
Tswett, 284, 511, 525, 526, 1027.
Tupper-Carey (R. M.), 366.
Tupper (W. W.), 899.
Turpin, 1, 3, 4.
Tuzet, 739.
Tyndall, 11, 408.

Ulehla, 1008.
Unger, 5.
Unna, 249, 509.
Usher, 521, 524.

Vahlkampf, 194, 196.
Valcanover, 935, 948.
Valentin, 4.
Vallée, 642.
Vandendries, 670.
Varitchack, 80.
Vatula, 662.
Vaucher, 749.
Vejdowsky, 186, 206, 216, 237, 346.
Vellinger, 425.
Velluz, 643.
Verne (J.), 512.
Verworn, 244, 245, 496, 498, 499.
Vialleton, 253.
Villard (J.), 621.
Vilmorin (P. de), 922, 924, 931.
Virchow, 5, 11.
Vlès, 26, 244, 425, 426, 427, 687.
Vogt, 5.
Volkonsky, 141, 276, 278, 346, 569, 621.
Vonwiller, 63, 64.
Vries (Hugo de), I, 6, 37, 283, 284, 285, 286, 323, 329, 508, 899, 905, 918, 919, 921, 922, 930, 931, 932, 933, 934, 939, 947, 1027.
Vuillemin, 381, 769, 814, 825.

Wager, 63, 202, 223, 252, 617, 727, 761.

Wagner, 85, 88, 120, 690.
Wakker, 582, 612, 637.
Waldeyer, 203.
Waldschmidt, 641.
Walker, 711, 1021.
Wallin, 256.
Walton, 544.
Warburg. 468, 470, 471, 509, 524.
Warming, 678.
Wasiliewski, 255, 280.
Wassilief, 251.
Watson, 595.
Webber, 254, 255, 271, 272, 273, 274, 281, 715, 716, 756, 780.
Weber (Fr.), iv, 35, 175, 247, 284, 288, 687, 688, 692.
Webster, 523.
Weevers, 549, 607.
Weier (Eliot), 124, 935, 949.
Weill, 1015.
Weismann, 6, 891, 1007.
Weiss, 161.
Welsford, 284, 683, 789, 824.
Weniger, 789.
Wenrich, 276, 806.
Went, 284, 307, 851.
Wermel, 621, 222.
Werth, 830.
West, 800.
Westbrook, 791.
Wettstein (von), 381, 928.
Wetzel, 381.
Wieben (Mlle), 735, 765, 825, 826.
Wiegand, 107.
Wieland, 471, 472.
Wiener, 241.
Wiesner, 361, 373, 384, 649, 688.
Wilcke, 791.
Wildeman (de), 257, 691,
Wille, 988.
Williams (J. L.), 262, 263, 748, 773, 836, 837, 868.
Williams (Miss May M.), 840.
Williamson, 824.
Wills, 863.
Willstaetter, 159, 460, 469, 511, 512, 521, 523, 524, 525, 595, 643.
Wilson (C. T. R.), 410.
Wilson (Ed. B.), 62, 233, 237, 832, 882, 883, 886.
Wilson (M.), 711.
Winge, 884, 885, 887, 888, 952, 965.
Winiwarter (de), 252, 793, 794, 808, 810.
Winkler, 550, 687, 866, 867, 870, 873, 878, 895, 900.
Winogradski, 628, 629.
Winter, 667.
Winterstein, 362, 379.
Wisselingh (van), 183, 200, 245, 246, 269, 370, 379, 381, 592.
Witlin, 583.
Wittrock, 743, 868.
Woegler, 491.
Woffenden, 687.
Woithe, 623.
Wolf, 3.
Wolfe, 817, 818.
Wollman, 355, 976.
Woodburn, 711, 774,
Woodworth, 800.
Woolery, 810.
Wortman, 452.
Woycicki, 171.
Wurdack, 374.
Wurmser, 159, 168, 249, 345, 427, 428, 461, 470, 474, 475, 513, 517, 522, 524, 665.
Wygaerts, 205, 206, 208.
Wylie, 719, 788.

Yamaha, 175, 223, 680.
Yamanouchi, 180, 256, 257, 262, 263, 264, 270, 715, 773, 779, 809, 834, 837, 838, 874.
Yasui, 800, 957, 961.
Yung, 460.

Zacharias, 241, 242, 243, 244, 662, 1022.
Zattler, 870.
Zechmeister, 595.
Zickes, 622, 622, 628.
Ziegenspeck, 375.
Ziegler, 268.
Zimmermann (A.), 160, 170, 184, 254, 257, 550, 567, 705, 613, 636, 659. 662.
Zimmermann (W.), 817.
Zirckle, 158, 223, 226.
Zopf, 33, 626.
Zsygmondy, 408.
Zumstein, 141,
Zweibaum, 42, 290, 646.

INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

A

Abies, 209, 219, 650, 784.
— balsamea, 784, 785.
— pectinata, 580.
Abietinées, 757, 758, 841, 842, 843.
Absence des centres chez les Végétaux supérieurs, 269.
Absidia, 728.
— capillata, 868.
Absorption, 10, 310, 505, 508.
Acacia, 224, 236, 367, 593, 799.
— arabica, 214.
— cyanophylla, 214.
— Farnesiana, 224, 799.
— horrida, 214, 224.
— scorpioides, 233,234,235.
Acariens, 1018.
Accepteur d'hydrogène, 471, 472.
Accoutumance, 486.
Acer, 794, 809.
— platanoides, 203.
Acetabularia, 135, 377, 741, 839.
— Wettsteini, 840.
Acétaldéhyde, 458, 459.
Acétate de cuivre, 647.
Acétone, 511, 587, 589, 592, 601.
Achillea, 806.
Achlya, 415, 723.
— americana, 820.
Achnanthes, 841.
Achroodextrine, 563.
Achromatium, 175, 628.
— oxaliferum, 187.
Acides, 414, 422, 601.
— acétique, 50, 77, 134, 149, 150, 160, 212, 276, 360, 420, 423, 459, 470, 514, 601, 664, 670.
— aminés, 325, 401, 402, 406, 410, 425, 454, 466, 468, 502, 569, 570.
— — (synthèse d'un), 462.
— amylophosphorique, 544, 545.
— anisique, 645.
— azotique, 379.
— benzoïque, 645, 646.
— cachoutanique, 591.
Acide cérique, 361.
— chlorhydrique, 318, 361, 363, 506, 526, 591, 629, 663.
— chromique, 149, 177, 361, 362, 589, 619.
— cinnamique, 645, 646.
— citrique, 580.
— cyanhydrique, 506, 587.
— fluorhydrique, 486.
— formique, 43, 580, 645.
— gras, 77, 373, 429, 466, 634, 636, 642, 644, 645.
— hydroxylés, 77.
— iodhydrique, 543, 546.
— laurique, 634.
— malique, 491, 578, 580.
— margarique, 634.
— métapectique, 360.
— minéraux, 589, 591.
— nitrique, 43.
— nucléique, 43, 241, 243, 248, 319, 387, 400, 403, 621, 622.
— oléique, 634, 635, 642, 644.
— organiques, 283, 344, 502, 580, 609.
— osmique, 77, 149, 177, 183, 314, 315, 341, 350, 351, 353, 501, 589, 591, 595, 596, 598, 619, 635, 640, 647, 651, 664.
— oxycinnamique, 646.
— palmitique, 634.
— pectique, 365.
— phellonique, 361.
— phléonique, 361.
— phosphoglycérique, 572.
— phosphomolybdique, 604.
— phosphorique, 242, 359, 403, 544, 545, 563, 572, 614, 622.
— phosphotungstique, 604.
— picrique, 604, 619.
— pyrogallique, 242, 590.
— pyruvique, 458.
— résinolique, 645, 646.
— ricinoléique, 634.
— salicylique, 645, 646.
— silicotungstique,604,608.
— stéarique, 634, 635, 645.
— subérique, 361.
— succinique, 472.
— sulfurique, 359, 361, 363, 365, 379, 401, 526, 620, 626, 629, 665.
Acide tartrique, 605.
— trichloracétique, 43, 79, 149.
— uronique, 359.
Acidité ionique, 424.
Acidophile, 241.
Acidophilie, 43.
Acidose, 427.
Acinétiens, 198.
Acœles, 739.
Acrocontés, 703, 745.
— hétérogames, 745.
Acrosome, 739, 740.
Acte sexuel, 693, 771, 823.
Actinococcus, 838.
Actinosphaerium, 251.
— Eichhorni, 250.
Action catalysatrice, 466.
Action chimiotactique, 747.
— des agents physico-chimiques sur la parthénogenèse artificielle, 877.
— de diverses excitations physico-chimiques sur les cellules, 484.
— des colorants sur les cellules vivantes, 289.
— des températures élevées sur les leucoplastes, 148.
Actions diastasiques, 463, 466, 469, 524.
— — (lois des), 464.
— osmotiques, 150, 152, 344, 356, 499.
— photochimique, 460.
— photocatalytique, 524.
Activation de l'oxygène, 471.
— — — et de l'hydrogène, 472.
— de l'oxygène moléculaire, 345.
Activité des plastes, 165.
Activité des surfaces plasmiques, 466.
Acuens-Hookeri (hybride), 946.
Adelea ovata, 258.
Adénine, 402.
Adiantum, 779, 780.
— Capillus Veneris, 116, 117, 715.

Adonitol, 550.
Adoxa, 809.
Adoxa Moschatellina, 787, 792, 794, 797.
Adsorption, 164, 344, 409, 410.
Aegilops, 929, 966.
— cylindrica, 957, 964, 965, 967.
— ovata, 961, 966.
— ventricosa, 964.
Aegilotricum, 966.
Aérobiose, 451.
Aesculus Hippocastanum, 581.
Affinités stoechiométriques du protoplasme, 443.
Agathis, 677.
Agave americana, 636.
— mitis, 636.
Agglutinines, 15.
Aglaozonia parvula, 834.
Agitation vacuolaire, 1026.
Agrégation, 297, 299, 326.
— (phénomènes d'), 508.
Ailanthus glandulosa, 596, 599.
Alaria, 836.
— esculenta, 1002.
Albicans (compiexe), 932, 933.
Albicans-stringens(hybride), 946.
— -velans (hybride), 946.
Albivelutina (hybride), 946.
Albuca, 636.
Albugo, 726, 760.
— Bliti, 725, 726, 727, 731, 760.
— candida, 760.
— Portulacae, 727, 760.
— Tragopogonis, 727, 760.
Albumen, 184, 189, 375, 382, 505, 540, 550, 563, 565, 605, 613, 615, 614, 615, 642, 643, 644, 674, 675, 677, 681, 785, 851, 855.
— (développement de l'), 674.
— de Lupin, 173.
— de Ricin, 321.
— de Vicia Faba, 171.
— farineux, 504.
Albumine, 159, 320.
— dyalysée, 410, 412.
Albumines, 400, 612.
Alcalis, 158, 178, 414, 422, 596, 598, 599, 634.
Alcalinité des vacuoles, 318.
Alcaloïdes, 14, 283, 325, 344, 399, 548, 575, 587, 588, 589, 590, 596, 604, 605, 606, 607, 608, 609.
— (origine chimique et rôle des), 606.
Alchémilles, 875.
Alchimilla pastoralis, 876.
— sericata, 875.
Alcool, 50, 77, 134, 150, 160, 240, 286, 289, 315, 403, 422, 441, 458, 466, 505, 514, 520, 526, 541, 546, 578, 580, 585, 587, 601, 604, 605, 611, 612, 634, 645, 646, 647, 654, 664, 1020.
Alcool absolu, 183, 242.
— coniférylique, 361.
— méthylique, 512, 587.
— s polyatomiques, 583.
Aldéhydes, 470, 645.
— acétique, 466, 472.
— aromatiques, 587, 645.
— benzoïque, 506, 587, 645.
— cinnamique, 645.
— formique, 520, 524.
— — (synthèse des), 460.
— glycérique, 572.
— salicylique, 645.
— terpéniques, 645.
Aldéhydrases, 466.
Aleuria amplississima, 654.
— cerea, 625.
— olivacea, 654.
— vulgaris, 654.
Aleurone, 402, 591, 605, 606, 608, 611, 612, 613, 614, 615, 616, 617, 660,
— (digestion de l'), 550.
Algues, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 51, 56, 57, 61, 62, 71, 125, 128, 131, 134, 136, 137, 138, 140, 141, 142, 152, 160, 182, 188, 200, 204, 221, 245, 262, 264, 267, 274, 286, 288, 303, 306, 310, 315, 319, 328, 338, 347, 354, 363, 367, 375, 377, 378, 385, 391, 392, 415, 417, 427, 442, 443, 492, 493, 494, 495, 496, 508, 510, 511, 519, 520, 522, 540, 553, 576, 593, 604, 618, 621, 630, 631, 632, 633, 658, 659, 663, 667, 694, 697, 703, 720, 721, 722, 725, 730, 735, 738, 742, 748, 758, 759, 771, 817, 819, 833, 834, 837, 839, 840, 858, 867, 868, 982, 985, 988, 989, 994, 1009, 1010.
— (phénomènes intimes de la fécondation chez les) 771.
— brunes, 256, 262, 580. 584, 586, 669, 706, 772, 833, 834, 835, 836, 993.
— cénocytiques, 1015.
— diplobiontiques, 837, 836.
— d'eau douce, 482, 700.
— haplobiontiques, 819.
— inférieures, 510, 878, 979.
— rouges, 249, 280, 383, 578, 657, 663, 683, 702, 823, 839, 980, 989, 1019,
— siphonées, 721.
— unicellulaires, 975.
— vertes, 472, 663, 699, 709, 816, 833, 984.
Alizarine, 600.
Allélomorphes, 930.
Allinantes, 58.
Allium, 210, 690, 804, 805.
— Cepa, 27, 72, 75, 77, 92, 144, 145, 146, 147, 208, 220, 241, 272, 417, 575, 581, 690, 1028.
— — (bulbe d'), 416.
— — (écailles du bulbe d'), 416.
— — (racine), 176.
— fistulosum, 792.
— odorum, 874, 875.
— tricoccum, 801.
— ursinum, 802, 803, 804, 805.
Alkanna tinctoria, 600.
Alkannine, 600.
Allogamie, 800.
Allomyces Javanensis, 721.
Allosyndèse, 951, 956, 958.
Allotétraploïdes (mutants), 899.
Allotriploïdes (mutants), 896.
Alnus, 800.
— glutinosa, 583.
— latifolia, 1017.
Aloë, 174, 809.
— arborescens, 232.
— socotrina, 581.
— verrucosa, 371.
Alphanostoma, 739.
Altération des chondriosomes, 76, 155.
— des constituants cytoplasmiques, 1019.
— des leucoplastes, 148.
— s du noyau, 1021.
— des plastes, 143.
— s accompagnant la mort naturelle des cellules, 1030.
— s pathologiques et nécrotiques des cellules, 1018.
— s provoquées par des agents physiques ou chimiques, 1023.
— — par le colorant, 303.
— — par les liquides hypertoniques, 1023.
— produites par les parasites, 1018.
— — par les rayons ultraviolets et les rayons X, 1028.
Alternance antithétique, 814.
— de générations, 6, 813, 814, 815, 819, 820, 830, 831, 832, 837, 838, 839, 840, 857, 866, 898.
— — — chez les Algues, 833.
— — — — — — Archégoniates, 842.
— — — — — — Champignons 822.
— — — — — — Charophytes, 819.

Alternances de générations chez le Dipodascus, 819.
— — — — les Myxomycètes, 832.
— — — — — — Rhodophycées, Bangiales et Némalionales, 817.
— — — — — — Zygnémacées et les Algues vertes, 816.
Alternances homologues, 814.
— de phases, 693.
Aluminium, 399, 400.
Amande, 642.
— amère, 506.
Amandiers, 612.
Amanita Cesarea, 13.
— muscaria, 13, 604, 653.
— phalloides, 13.
Amansia glomerata, 902.
Amaryllis, 538.
— lutea, 533, 538.
Ambrosia, 682.
Amentacées, 845, 846.
Amiante platinée, 467.
Amibes, 191, 193, 194, 195, 204.
Amides, 406, 550, 570, 617,
Amidon, 10, 52, 56, 57, 60, 61, 81, 83, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 92, 93, 95, 101, 102, 105, 107, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 124, 127, 128, 135, 136, 138, 139, 141, 142, 147, 149, 157, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 246, 247, 248, 250, 321, 384, 391, 396, 397, 399, 440, 456, 457, 462, 465, 502, 504, 505, 506, 509, 529, 530, 529, 531, 533, 534, 535, 538, 540, 541, 542, 543, 544, 545, 546, 547, 548, 549, 550, 551, 552, 553, 554, 555, 556, 557, 558, 559, 560, 561, 562, 563, 564, 565, 571, 574, 575, 585, 586, 588, 611, 616, 617, 618, 632, 643, 653, 657, 658, 659, 661, 694, 698, 702, 707, 711, 712, 713, 715, 784, 833, 978, 997, 1001, 1002, 1016, 1020.
— (caractères morphologiques et physiques de l'), 540.
— coloration par l'iode de l'), 546.
— (composition chimique de l'), 543.
— (digestion de l'), 562.
— (hydrolyse de l'), 548.
— (mode de formation cytologique de l'), 88, 89, 90, 550.
— (origine chimique de l'), 561.
— composé, 551, 556, 558.
— «floridéen», 130, 250, 657.
Amidon des Rhodophycées, 165, 657, 658.
— — Phéophycées, 569.
— rouge, 547.
— semi-composé, 542, 543, 559.
— simple, 542, 554.
— soluble, 588.
Amines, 400.
Aminoacides, 401, 569, 611, 612.
Aminopurines, 248.
Amitose, 189, 191, 193, 197, 204, 387, 673, 786.
Ammoniaque, 454, 569, 606, 615.
Amoeba diploidea, 770.
— diplomitotica, 195.
— lacertae, 258.
— limax, 193, 258.
— mucicola, 194, 258.
— paedophtora, 192, 193, 194.
— polypodia, 193.
— Vahlkampfi, 194, 195, 196, 258.
Amoebiens, 191, 257, 277, 345, 414.
Amorpha fruticosa, 583.
Amorphophallus Rivieri, 661.
Ampelopsis, 375.
— hederacea, 595.
Amphibiens (larve d'), 286.
Amphiroa, 377.
Amphitène, 793.
Amphiuma, 802.
Ampholytes, 410, 411, 413.
Amygdalosides, 506, 587.
Amylase, 463, 464, 465, 466, 504, 545, 562, 563.
Amylodextrines, 547, 562.
Amylogenèse, 164, 165, 509, 546, 550, 561, 562, 565, 586.
— (conditions nécessaires à l'), 550.
Amyloïdes, 361, 362, 375, 381, 548, 654.
Amylolyse, 562.
Amylomycine, 381.
Amylopectinase, 563.
Amylopectines, 456, 544, 545, 563, 653.
Amylophosphatase, 561.
Amylophosphates de calcium, 544, 545.
Amyloplastes, 83, 996.
Amylose, 456, 544, 545, 563, 653.
Anabolique (phase), 446.
Anaboenine, 201, 202.
Anabolisme, 502.
Anacardiacées, 648.
Anachromase, 204, 208, 216.
Anaérobiose, 450.
Anagallis arvensis, 596.
Analyse élémentaire, 399.
— immédiate, 399, 400, 401.
— macrochimique, 404, 405, 634.
Analyse microchimique, 399, 404, 405.
Anaphase, 86, 215, 216, 220, 221, 223, 228, 231, 238, 239, 268, 269, 387, 801, 811, 821, 827, 940, 944, 950.
— de Surirella calcarata, 266.
— hétérotypique, 804, 807, 950.
Anatonose, 440.
Ancylonema Nordenskjöldi, 593.
Aneimia, 843, 845.
— hirta, 845.
Anesthésiques, 445, 485, 565 668.
Aneuploïdes (Série chromosamique), 236.
Angiospermes, 85, 120, 130, 171, 206, 223, 230, 307, 327, 515, 549, 593, 674, 680, 694, 709, 719, 720, 724, 759, 786, 787, 788, 789, 814, 842, 845, 846, 848, 856, 884, 886, 889, 929, 1000, 1001, 1002.
Anguillules, 1015, 1019.
Anhydride carbonique, 141, 521, 522, 523, 524, 548, 549, 570, 572, 665.
Anhydrobiose, 406.
Anhydromaltose, 456.
Animaux, 221, 345, 390, 397, 697, 713, 736, 738, 777, 1005, 1006.
Annélides, 495, 806.
Anode, 409, 499.
Anomalie mitotique, 891, 961.
Anona.
Anoures, 779.
Antennaria alpina, 873.
Anthemis, 809, 813.
— tinctoria, 850.
Anthère, 100, 573, 597, 801, 881, 885, 889, 899.
Anthéridies, 117, 124, 133, 139, 211, 263, 698, 700, 704, 705, 712, 715, 726, 731, 732, 733, 748, 766, 837, 844, 845, 846, 863, 874.
Anthérozoïdes, 24.
Anthoceros, 5, 123, 136, 160.
Anthocérotales, 123.
Anthocyane, 297, 299, 302, 308, 325, 440, 508, 595, 599, 920, 1024, 1028, 1032.
— (formation de l'), 297, 298, 299, 599.
Anthocyanols, 594, 595.
Anthocyanophores, 597.
Anthocyanosides, 594.
Anthraquinone, 575, 600.
Anthurium scandens, 583.
Anthyllis, 590.
Antimoine, 399.
Antiphyte, 814.

Antipodes, 85, 114, 348, 849, 850, 855, 857, 874, 875, 876.
Antipyrine, 593.
Antiseptiques, 476.
Antithamnion, 578, 629, 630, 633, 634.
— Plumula, 633.
Antithamnionella, 578, 629, 633, 634.
— Sarniensis, 634.
Aphanochaetacées, 700.
Aphanochaete, 700, 705.
— repens, 700.
Apinagia, 851.
— persusilla, 850.
Apocynacées, 679.
Apocynum venetum, 310.
Apocyte, 21.
Apogamie, 694, 857, 865, 866, 867, 868, 870, 871, 874, 875.
— générative, 874.
Apoméiose, 866.
Aponogeton, 190.
Apoplastidie, 141.
Aposporie, 867, 873.
Appareil à fond noir, 178, 180.
— centrosomien, 397.
— chlorophyllien, 128, 137, 140, 706, 980, 987, 990, 991.
— cinétique, 741.
— — et centrosomes, 253.
— cinétoflagellaire, 276, 277, 278, 281.
— conducteur, 234.
— conidien, 63, 626.
— flagellaire, 269, 270, 275.
— fructifère, 130, 131.
— de Golgi, 21, 77, 252, 276, 334, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 347, 395.
— — Holmgren, 340, 395,
— locomoteur, 695, 696, 697, 699, 701, 702, 706. 719, 738, 979, 980.
— — externe, 275.
— — interne, 275.
— mâle, 724.
— parabasal, 276, 1012.
— réticulaire, 334, 336, 338,
— — de Golgi, 338.
— — interne de Golgi, 334.
— sporifère, 985.
— sporogène, 382.
— vacuolaire, 1021.
— végétatif, 131, 234, 246, 699, 703, 985, 995.
Apparence mitochondriale des vacuoles, 302.
Apposition, 384.
Arabinose, 359,362,367,587.
Aracées, 171, 849.
Araucaria, 650, 846.
— Bidwillii, 846.
Araucarinées, 844, 846.
Arbres à cire, 373.
Arcella vulgaris, 521.
Archégone, 124, 263, 489, 706, 707, 720, 748, 755, 756, 757, 775, 839, 840, 844, 865, 874.
Archégoniates, 694, 695, 704, 706, 709, 710, 720, 735, 738, 747, 842, 853.
— (gamètes des), 706.
— (gamète femelle des), 707.
— (gamète mâle des), 709.
Archégoniées, 270.
Archicarpe, 731, 861, 865.
Archieracium, 968.
Archoplasma, 256.
Areca, 382.
Aréoles, 999.
Argent, 337, 338, 341, 399.
Arille, 526, 531.
Aristolochia, 375.
Armeria, 854.
Armillaria mellea, 380.
— mucida, 870.
Arrhenaterum (stigmate d') 220.
Arsenic, 399.
Artemia, 1992.
— salina, 865, 1901.
Articles, 383, 730, 732.
Artioploïde (série chromosomique), 965.
Arum italicum, 527, 530, 531.
— maculatum, 542.
Asarum europaeum, 652, 653.
Ascaris, 738, 782, 806, 1006.
— megalocephala, 790.
Asclépiadacées, 3, 371, 608, 679.
— cactiformes, 578.
Asclepias Cornuti, 719, 788.
Ascobolacées, 863.
Ascobolus, 769.
— citrinus, 862.
— marginatus, 654.
— purpurascens, 862.
Ascodesmis nigricans, 731.
Ascogone, 730, 731, 766, 767, 861, 863, 864, 865.
Ascoidea rubescens, 80.
Ascomycètes, 63, 173, 221, 222, 223, 236, 262, 263, 267, 382, 608, 618, 624, 641, 653, 654, 655, 673, 683, 729, 730, 731, 732, 733, 761, 764, 766, 767, 768, 769, 770, 784, 819, 820, 822, 823, 824, 825, 826, 861, 863, 880, 985.
— (alternance de générations chez les), 822.
— apandriques, 862.
— hétérothalliques, 769.
— inférieurs, 193, 733, 764, 820.
— supérieurs, 256, 259, 262, 730, 762, 768, 821, 830.
Ascophyllum, 837.
Ascospores, 69, 195, 254, 381, 623, 624, 625, 641, 654, 683, 734, 824, 825, 826, 869, 877.
Ascospores-gamètes, 826.
Asparagine, 284, 346, 400. 492, 611, 612, 617.
Asparagopsis, 629, 630.
— armata, 630, 632.
Asparagus officinalis, 52, 111, 527, 531, 532.
Aspect alvéolaire (du cytoplasme), 148.
— cytologique des phénomènes d'hérédité, 890.
— cytologique des problèmes de la détermination du sexe, 879.
— granulo-alvéolaire du cytoplasme, 149.
— mitochondriforme des vacuoles, 302, 312, 334.
— de neige, 420, 422.
— neigeux, 416.
— vital du cytoplasme, 32.
Aspergillées, 768.
Aspergilline, 664.
Asphodèle, 148.
Asphodelus, 680.
Aspidistra, 517.
Aspidium, 779, 780.
Asplenium Ruta muraria, 118, 119.
Asque, 66, 67, 69, 80, 157, 223, 233, 254, 259, 262, 623, 624, 625, 641, 643, 654, 655, 662, 683, 684, 754, 767, 768, 820, 821, 822, 823, 824, 826, 828, 861, 869, 870.
— déhiscence de l'), 381.
Assimilation, 10, 356.
— chlorophyllienne, 453, 459, 460, 521, 523, 524, 548, 549.
— du carbone, 548.
Assise à aleurone, 504, 507, 617.
— s génératrices, 687.
Assise nourricière, 119, 327.
— — du pollen, 570, 573, 1019.
— — — — des Angiospermes, 327.
— pilifère, 606.
Astasia, 198.
Aster, 68, 69, 260, 262, 263, 268, 269, 272, 273, 683, 684.
Asterias glacialis, 747, 865.
Asterococcus, 25, 26.
Astragales, 367.
Asynapsis, 945.
Asyndèse, 945, 956, 958, 959, 962, 965.
Athyrium, 182.
— Filix-femina, 153.
— — — var. clarissima, 874.
Atomes, 165, 401.
Atropine, 604.
Aucuba, 974.
Aunée, 585, 586.
Auréole périnucléaire, 183.
Autobasidiomycètes, 80, 660.

Autochromatisme nucléaire, 1032.
Autofécondation, 893, 930, 934, 945, 962.
Autogamie, 841, 863.
Autolyse, 1032.
Autoplastes, 51.
Autoplastensekret, 573.
Autosomes, 882, 884.
Autosyndèse, 951, 956, 958.
Autotétraploïdes, 899, 901, 902.
Autotriploïdes, 896.
Autotrophisme, 142.
Avoine, 507, 586, 690.
Axe hypocotylé, 162, 596, 599.
Axolotl, 253.
Axone, 405.
Axostyle, 277.
Azobleu, 359.
Azolla, 210, 211, 286.
— caroliniana, 206.
— filiculoides, 231.
Azotate de chitosane, 379.
Azote, 248, 399, 400, 401, 569.
Azoviolet, 359.
Azygotes, 688.

B

Bacille, 493, 494, 622.
— de la diphtérie, 618.
— diphtérique, 484, 622.
— dysentérique, 484.
— d'Eberth, 186, 489.
— de Flexner.
— de Löffler, 286.
— paratyphique, 484.
— pseudo-diphtérique, 622, 623.
— typhique, 25, 26, 430, 484.
Bacillus, 24, 25.
— alvei, 187.
— amylobacter, 658.
— anthracis, 484, 486.
— asterosporus, 187.
— Butschlii, 187.
— coli, 484.
— Kiliensii, 664.
— malvacearum, 186.
— megatherium, 492.
— mycoides, 25, 26, 187.
— prodigiosus, 664.
— proteus vulgaris, 484.
— pyocyaneus, 486, 495.
— radicicola, 495.
— radicosus, 187, 655.
— subtilis, 489, 492.
— termo, 493, 665.
Bactériacées, 168, 186, 189, 693.
Bactéries, 12, 14, 15, 17, 18, 24, 25, 26, 27, 34, 37, 44, 49, 63, 186, 187, 188, 244, 286, 304, 306, 319, 338, 345, 347, 355, 386, 406, 417, 430, 479, 480, 486, 489, 490, 492, 493, 494, 494, 496, 498, 617, 618, 620, 621, 623, 653, 655, 656, 658, 669, 686, 1022.
— (formation de la spore chez les), 187.
— acétiques, 437.
— chromogènes, 664.
— endosporées, 188.
— nitreuses, 454.
— nitriques, 142, 454, 524,
— pathogènes, 622.
— (structure des), 186.
— sulfureuses, 453, 623.
— symbiotes, 355, 356, 357.
Bactériochlorine, 664.
Bactériopurpurine, 664, 665.
Bacterium campestre, 1022.
— photometricum, 664.
— termo, 522.
— tumefaciens, 171, 690, 691.
Bactéroïdes, 355, 357.
Badhamia utricularis, 1016.
Balanophora elongata, 876.
Bambusa, 376.
Bandes d'absorption, 158.
— — — de la chlorophylle, 513.
Bangia, 979.
Bangiales, 128, 198, 817, 818, 838.
Barbula muralis, 895.
Baryum, 399.
Basichromatine, 251.
Baside, 69, 70, 80, 162, 185, 625, 673, 684, 764, 766, 768, 827, 829, 830, 831, 865, 866, 870.
Basidiobolus ranarum, 668.
Basidiomycètes, 222, 236, 250, 256, 360, 382, 384, 604, 608, 647, 653, 673, 729, 734, 735, 761, 762, 764, 766, 768, 769, 822, 827, 869, 880, 986.
— (alternance de générations chez les), 827.
— inférieurs, 829.
— supérieurs, 764, 768, 770, 872.
Basidiospores, 185, 250, 381, 673, 684, 685, 734, 735, 763, 827, 828, 829, 861, 865, 870.
— gamètes, 752.
Basophilie, 43, 241, 388.
Batraciens, 739, 779, 1006.
Batrachospermum, 520.
— moniliforme, 818.
Baume de Canada, 560.
Baumes, 646.
Beggiatoa, 187, 188, 628.
Begonia, 531, 580, 581.
— manicata, 581.
— phyllomaniaca, 1007.
Belle de nuit, 920.
Bellevalia, 231.
— forficulata, 229.
Benda, 213.
Benzène, 525, 546.
Benzine, 598, 604, 634, 663.
Benzopurpurine, 359.
Berberis, 307, 501, 829.
— vulgaris, 308.
Beta, 1015.
Betaïne, 403, 604.
Betterave, 584, 1005.
Betula, 800.
Betulacées, 576.
Beurres, 456, 634.
Bichromate de potassium, 50, 77, 149, 314, 315, 589, 591, 596, 598, 619.
Bioblastes, 44, 49, 289.
Biologie générale, 1, 2.
Biondi-Heidenhain (mélange de —), 243.
Bipartition, 680.
— des chromosomes, 227.
— du mastigosome, 281.
— — nucléole, 224.
Biréfringence, 565, 603.
Bismuth, 399.
Blanc d'œuf, 412, 612.
Blandina, 933.
Blasenzellen, 630.
Blasia, 263, 270.
— pusilla, 710.
Blastocladia, 275.
Blastocladiacées, 721.
Blastodinium, 198.
— crassum, 199.
Blastomères, 770, 1006.
Blattes, 351.
Blé, 516, 563, 586, 612, 964, 965, 966, 967.
— s diploïdes, 967.
— — héxaploïdes, 967.
— — tétraploïdes, 967.
Blechnum, 210.
— occidentale, 208, 219.
Blépharoplastes, 255, 270, 274, 278, 712, 713, 714, 715.
Bleu d'alizarine, 347.
— de benzidine, 359.
— coton, 360, 374, 380.
— de crésyl, 41, 76, 188, 285, 288, 290, 292, 295, 296, 312, 318, 393, 576, 577, 592, 598, 601, 610, 619, 627, 628, 631, 632, 664.
— d'indophénol, 41, 188, 249, 290, 350, 362, 610, 611, 635, 647, 650, 664.
Bleu de méthylène, 41, 76, 180, 201, 249, 285, 286, 290, 292, 295, 296, 311, 312, 345, 346, 393, 471, 472, 475, 589, 619, 620, 889, 1032.
— de Nil, 41, 76, 200, 285, 292, 295, 312, 393, 628.
— — — (chlorhydrate de), 635.
— — pyrrol, 76.
— — toluidine, 41, 76, 285, 290, 292, 295, 312, 359, 393, 561, 619, 628.
— Unna, 614, 615, 641.
— de xylidine, 359.
Bleuet, 596.

Bœhmeria nivea, 994.
Bois, 425, 582, 586, 587.
— de Diospyros Ebenus, 363.
— secondaire, 999.
Bol alimentaire, 346.
Bolbostemma paniculatum, 180, 206, 217.
Bombyx, 255.
Bornetella, 839.
Bonnemaisonia, 629, 630.
— asparagoides, 627, 632, 1002.
Bore, 399, 400.
Bornéol, 645.
Bornetina corium, 360, 380.
Borraginées, 378.
Borrago officinalis, 972.
Botrychium, 374.
Botrydiopsis, 520.
Botryophora, 840.
Bouleau, 995.
Boules épineuses, 662.
— gélatineuses, 662.
— sarcodiques, 405, 1023.
Bourgeon, 54, 101, 102, 150, 154, 352, 516, 647, 673.
— d'Elodea canadensis, 306.
— — — — (évolution des vacuoles dans le), 302.
— d'Iris germanica, 302.
— adventifs, 866.
— s polyploïdes, 891.
Bourgeonnement, 666, 673, 674.
— de vacuole, 323, 328, 333.
— des Levures, 63, 193, 250.
Bouton floral, 323, 572.
— s muqueux de Lecomte, 1000.
Bouturage, 1007.
Bowenia, 782.
Brachyméiose, 824.
Brachy-Urédinales, 830.
Bractée, 72, 106, 143, 144, 648.
Brandlingii, 1004.
Brassage protoplasmique, 443.
Brassica, 963, 972.
— oleracea, 958, 962.
Brebissonia Boeckii, 752, 841.
Brochonema, 811.
Brome, 578, 633.
Broméliacées, 849.
Bromuques, 578, 629, 630, 631, 632, 633.
Brosimum, 576.
— microcarpum, 661.
Brucine, 578.
Bryonia dioica, 533, 888, 1000.
Bryophyllum calycinum, 1007.
Bryophytes, 56, 57, 72, 122, 123, 124, 126, 140, 256, 263, 264, 267, 270, 271, 273, 303, 510, 582, 593, 604, 621, 647, 669, 680, 704, 705, 709, 710, 718, 720, 740, 748, 756, 759, 814, 842, 844, 879, 880, 989, 990, 991, 1003.
Bryopsidacées, 368.
Bryopsis, 135, 160.
Bryum capillare, 894.
Buckling (mutant), 910, 913.
Buis, 519.
Bulbe, 72, 75, 93, 101, 144, 145, 146, 147, 163, 558, 563, 584, 600, 602, 613, 921.
— de Lis, 341.
— d'Oignon, 1021.
Bulbilles, 868.
Bulbochaete, 878.
Burmannia caelestis, 875.
But de la cytologie, 1.
Butomus umbellatus, 232.
Butyrase, 623.

C

Cacao (beurre de), 634.
Caféier, 607.
Caféine, 441, 590, 596, 604, 605.
Calanthe Sieboldi, 105.
Calcification, 378.
Calcium, 359, 399, 400, 545.
Calculs de liliostérol, 602.
Calendula, 813.
Callose, 359, 360, 361, 368, 374, 375, 378, 380, 626,
Calonympha, 1015.
— Grassii, 1014.
Calonymphines, 1010, 1015, 1014, 1016.
Calothrix pulvinata, 202.
Calottes polaires, 212.
Calycanthus, 809, 872.
Camarophyllus (Hygrophorus) virgineus, 870.
Cambiforme, 688.
Cambium, 687, 1001, 1004.
Campanella umbellaria, 347.
Campanula cervicaria, 376.
— Trachelium, 185.
Campanulacées, 376, 674.
Camphre, 645.
Camphrier, 647, 652, 653.
Canal archégonial, 708.
— déférent, 252.
— sécréteur, 651.
— vacuolaire, 304.
Canalicules de Holmgren, 335, 336, 338, 343, 394, 395.
— du suc, 335.
Canaux mucifères, 170, 171, 366, 988.
Canaux sécréteurs, 648, 650, 651.
Caninae, 968.
Cancer, 690.
Canna, 97, 309, 541, 557, 897.
Cannabinées, 378.
Cannabis, 887, 888.
— sativa, 234.
Canne à sucre, 584.
Cannelier, 647, 653.
Caoutchouc, 645.
Capparis, 216.
— spinosa, 206.
Capsella, 171, 180.
— bursa pastoris, 180.
Capsule, 608, 895, 896, 906, 908, 919, 920.
Caractères allélomorphes, 920, 921, 922, 923, 924, 922.
— antagonistes (oppositifs), 918.
— chimiques du noyau, 240.
— distinctifs et indépendance des vacuoles mitochondriformes et des chondriosomes, 311.
— généraux du protoplasme, 10.
— histochimiques des essences, 646.
— — de la métachromatine, 619, 620.
— des plastes, 142, 77.
— mendéliens, 880, 920, 927.
— microchimiques des aldéhydes, 663.
— morphologiques et croissance des parois, 382.
— morphologiques et évolutifs des chondriosomes dans les Champignons, 63.
— — — — — — dans les Végétaux chlorophylliens, 71.
— des plastes dans les Phanérogames, 81.
— oppositifs, 918, 921, 922.
— physiques des chondriosomes, 79.
— des vacuoles, 315.
— — et histochimiques des plastes, 143.
— principaux des diastases, 463.
— récessifs, 920.
— ultramicroscopiques des protéides, 411.
Carapace d'une Diatomée, 367.
Carbonate de calcium, 362, 363, 376, 377, 378.
— — potassium, 492.
— — soude, 620.
Carbone, 399, 400, 401.
Carboxylase, 466.
Carbure d'hydrogène, 525, 587.
Carex, 231, 236.
— montana, 232.
— sylvatica (épiderme de), 376.
Carica papaya, 609, 888.
Carmin, 157.
Carotène, 54, 81, 101, 108, 109, 111, 133, 135, 137, 139, 158, 511, 517, 519,

522, 525, 526, 530, 531, 535, 537, 540, 663, 664, 665, 705, 706.
Carotinoïdes ,108, 132, 137, 515, 516, 525, 526, 527, 971.
— (mode de formation cytologique des), 525.
— (origine chimique des), 526.
Carotinoïde-globuline, 665.
Carotte, 54, 525, 536, 540, 584.
— (tubercule de), 406.
Carpelle, 54, 910.
Carpogone, 702, 817, 818.
Carpophore, 380, 660, 821, 828, 870, 985, 986.
Carpospores, 128, 129, 130, 131, 674, 817, 818, 901.
Carpotétraspores, 818.
Cartilage, 365.
Caryocinèse, 5, 184, 191, 204, 210, 222, 229, 233, 243, 250, 253, 254, 256, 257, 262, 263, 267, 272, 303, 669, 675, 685, 688, 711, 714, 764, 790, 847, 890, 894, 1029.
— (mésomitose) dans l'asque de Pustularia vesiculosa, 261.
— hétérotypique, 6, 807.
— somatique, 204.
— typique, 6.
Caryogamie, 758, 759, 760, 761, 762, 765, 766, 768, 769, 770, 771, 772, 773, 775, 780, 781, 785, 786, 788, 789, 790, 798, 813. 817, 821, 827, 831, 836, 860, 861, 863, 870, 890,
Caryolymphe, 174, 175, 176, 179, 180, 212, 213, 216. 222, 238, 243, 260, 267, 268, 387, 685, 783, 800.
Caryolyse, 1029, 1035.
Caryomérite, 806, 952, 956, 968.
Caryoplasme, 9, 30, 31, 32, 46.
Caryosome, 192, 193, 194, 195, 197, 198, 199, 200, 258, 259, 279.
Caséine, 159.
Castrada, 739.
Catabolique (phase), 446.
Catabolisme, 502.
Catachromase, 216, 217, 218, 219, 220.
Catalase, 469.
Catalyse, 164, 467, 470, 471.
— par les surfaces, 470.
Catalyseurs, 31, 165, 167, 400, 462, 467, 468, 472, 515.
— biochimiques, 464.
— organiques, 164.
Cataphorèse, 226, 409.
Catarinea ondulata, 123.
Caténation, 915, 916.
Cathode, 409.
Caulerpa, 135, 1015, 1016.
Caulerpa prolifera, 20, 21.
Caulerpacées, 368.
Cavité pollinique, 327, 371.
Cavulation, 76.
Cecidophyes Schlechtendali, 1022.
Cecropia peltata, 661.
Cedrus, 179, 209, 211.
Celastracées, 584.
Cellobiose, 359.
Cellotétrose, 359.
Cellohexose, 359.
Cellotriose, 359.
Cellule, unité morphologique et physiologique, 16.
Cellules (cloisonnement en), 977.
— animales, 83, 342, 576.
— apicale, 120, 124, 127, 129, 131, 132, 133, 262, 393, 985, 988, 989, 990, 991, 992. 993.
— aquatiques, 436.
— ascogènes, 731.
— assimiliatrices, 131, 133, 134.
— auxiliaires, 131, 701.
— cambiales, 307, 771, 1001.
— ciliées, 269.
— — des Métazoaires, 201.
— du col, 708.
— conductrices, 375, 1001.
— du corps, 719.
— criblées, 375.
— — de Vitis vinifera, 374.
— diastasiques, 503, 507.
— embryonnaires, 52, 53, 55, 72, 83, 104, 116, 136, 137, 140, 204, 284. 299, 307, 322, 335, 391, 770, 1007, 1021, 1028.
— de l'épicarpe de Rubus fruticosus, 309.
— épidermiques. 75, 77, 92, 100, 101, 118, 143, 144, 145, 146, 147, 150, 152, 154, 155, 250, 371, 377, 390, 415, 417, 418, 422, 426, 440, 507, 529, 531, 533, 534, 535, 536, 537, 570, 571, 572, 574, 575, 577, 594, 599, 600, 637, 647, 659, 1019, 1022, 1023. 1024, 1028, 1033.
— — d'Allium Cepa, 419.
— — de feuille d'Aloe verrucosa, 371.
— — de feuille de Canna, 309.
— — de fleurs de Glaïeul, 307, 309.
— — de pétales d'Hibiscus Syriacus, 309.
— — d'Iris germanica, 390.
— — de feuille d'Iris germanica, 352.
— — de pétale d'Iris germanica, 353.
— — de pétale de Tulipe, 323, 324.
— — de cotylédon de Pois, 339.
Cellules d'hypocotyle de Ricin, 349.
— épithéliales, 1008.
— en équilibre, 432.
— à essence, 652.
— excrétrices, 326.
— flagellées, 255.
— gamétanges, 737.
— gamètes, 736, 744, 752,
— géantes, 1019.
— génératrices, 85, 87, 719, 757.
— — de pollen, 151.
— glandulaires, 249, 327, 353, 503.
— — à mucus de glandes, muqueuses de bouche, 49.
— glanduleuses, 1022.
— hépatiques, 49, 153, 154, 157, 388, 569, 657.
— initiale de l'archégone, 124.
— internodale, 131, 189, 661.
— levures, 752.
— mère des mégaspores, 682, 848, 857, 871, 872, 873.
— — primordiales des mégaspores, 873.
— — des microspores, 680.
— — du pollen, 85, 569, 936, 948, 950, 957.
— — définitives du pollen, 790.
— — polliniques, 237, 682 799, 854, 954.
— primordiales du pollen, 881.
— mère du sac embryonnaire, 958.
— — primordiales des spores, 118, 120.
— — des spermatides, 715.
— — — spermatozoïdes, 124.
— — — spores.
— — de tétraspores, 234, 679, 790, 842, 860.
— méristématiques, 89, 115, 134, 153, 157, 162, 176, 300, 692.
— du méristème de racine d'Orge, 300.
— mésenchymateuses de l'embryon de Poulet, 269.
— du mésocarpe de Rubus fruticosus, 309.
— à mucilage, 172, 364, 366.
— musculaires, 1006.
— néoplasiques, 171.
— nerveuses, 334.
— — de Chien et Chat, 414.
— nourricières, 250, 373, 374, 839.
— — de pollen, 249, 348.
— — de spores.
— oxalifères, 581, 583.
— pancréatiques, 152, 153. 354.

Cellules parenchymatenses, 507, 527, 556, 585, 644, 1021.
— péricentrales, 991.
— péritonéales de larve de Salamandre, 268.
— pierreuse, 382, 998.
— plasmodiales, 374.
— plasmolysées, 1026.
— et protoplasme, 9.
— reproductrices, 703.
— du rein de Grenouille, 49.
— à résines, 179.
— sableuses, 582.
— salivaires des Notonectes, 179.
— sécrétrices, 353, 648,650, 651.
— sexuelles, 116, 518, 693, 699, 744.
— spermatogènes, 272, 710, 714, 719, 844.
— sporogènes, 124.
— stomatiques, 248.
— subérifiées de l'écorce de Pelargonium zonale, 370.
— tannifères, 590.
— des tissus nourriciers, 387.
— Van Tieghem et de Monnier, 327, 332.
— d'un Végétal aérien, 438.
— végétatives, 736.
— ventrale, 708.
— vertes, 426.
Cellulose, 12, 359, 362, 364, 365, 366, 369, 371, 372, 378, 379, 385, 399, 456.
— mercerisée, 359.
— normale, 359.
Cellulinkörner, 626.
Celsia bugulifolia.
Cénobes, 979.
Cénocyte, 21, 23.
Cenocytiques, 977.
Centre, 254, 255, 256, 260, 262, 269.
— radiosensibles, 1029.
Centricae, 735, 840.
Centrifugation, 77, 146, 152, 213, 245, 316, 356, 325, 668.
— (action sur les Bactéries symbiotes de la), 356,
— (— — — chloroplastes de la), 146, 152.
— (— — — chondriosomes de la), 77.
— (— sur le noyau, de la), 176.
— (— — les vacuoles de la), 316, 317.
Centriole, 241, 256.
Centritractus, 368.
Centrodesmose, 258, 259, 277, 278.
Centromastigosome. 278.
Centronema, 278.
Centroplasma, 256.
Centrosome, 68, 69, 221, 253, 256, 257, 258, 259, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 278, 279, 281, 682, 684, 685, 712, 714, 716, 739, 770, 774, 1011, 1014, 1030.
— (caractères généraux et rapports avec la caryocinèse du), 267.
— (caractères morphologiques du), 267.
— (élément transitoire), 267.
— (origine du), 267.
— (rapport avec les figures de caryocinèse du), 257.
— des Algues et des Champignons, 274.
— et appareil cinétique,253.
— — flagellaire, 269, 271.
— — — — — dans les spermatozoïdes des Archégoniates, 270.
Cephalaria, 235.
Cephalotaxus, 677,785,786.
— Fortunei, 784, 785.
Ceramiacées, 128, 131, 984.
Ceramium, 131, 132, 578, 629, 630, 900.
— diaphanum, 131.
Ceratiomyxa mucida, 832.
Ceratium cornutum, 692.
— hirundinella, 199.
— massiliense, 692.
— reticulatum, 692.
— tripos, 692.
Ceratonia Siliqua, 310.
Ceratophyllum, 679.
Ceratozamia, 272, 756, 757, 780.
— mexicana, 271.
Cercomonas fusiformis, 622.
Céréales, 544, 545, 612.
Cérides, 403, 644.
Cerinthe glabra, 566.
— minor, 114, 566.
Cerisier, 582.
Ceropegia, 578.
Ceroxylon, 372.
Cesium, 399.
Cétone, 587.
— s terpeniques, 645.
Chaetoceras, 841.
— boreale, 841.
— densum, 841.
Chaetomorpha aerea, 839.
Chaetophora, 699.
Chaetophoracées, 741.
Chalaze, 850.
Chambre humide, 290.
— pollinique, 718, 758.
Champ des aiguilles aimantées de Lillie, 227.
— magnétique, 227.
Champignons, 15, 17, 18, 61, 62, 65, 66, 72, 76, 78, 80, 142, 162, 165, 186, 203, 204, 221, 223, 236, 260, 274, 275, 286, 288, 291, 292, 295, 296, 299, 302, 311, 313, 315, 318, 319, 328, 329, 338, 345, 355, 363, 379, 380, 381, 388, 390, 406, 417, 480, 485, 487, 494, 498, 508, 525, 570, 581, 584, 589, 593, 600, 604, 609, 617, 618, 621, 622, 623, 624, 635, 641, 643, 655, 656, 657, 660, 661, 663, 664, 668, 673, 684, 691, 694, 720, 721, 722, 723, 724, 725, 726, 729, 732, 733, 734, 749, 752, 759, 769, 771, 814, 819, 823, 825, 843, 860, 861, 862, 865, 867, 877, 881, 983, 1009, 1018, 1019, 1020, 1031, 1033.
— (phénomènes intimes de la fécondation chez les) 759.
— aquatiques, 724.
— cénocytiques, 1015.
— Siphomycètes, 303.
— siphonés, 725.
— supérieurs, 729, 770, 985, 986.
— terrestres, 735.
Changement de forme des chondriosomes, 75.
Chantransia, 128.
Chanvre, 234, 612.
— (huile de), 634.
Chara, 189, 254, 384, 877.
— crinita, 878.
— fœtida, 819.
— fragilis, 124, 127.
— hybrida, 878.
Characées, 71, 183, 661.
Charophytes, 126, 255, 303, 384, 518, 707.
Charge électrique, 410.
— — négative, 388.
— — des micelles, 409.
Charme, 24.
Charpente nucléaire, 175.
Châtaigniers, 310.
Chaux, 365.
Chélidoine, 609, 610.
Chelidonium majus, 610.
Chêne, 590, 592.
Chénopodiacées, 576.
Chiasmatypie, 804.
Chicoracées, 23.
Chicorée, 586.
Chien (coefficient lipocytique du), 429.
Chilomonas Paramecium, 204, 691.
Chimaphila, 310.
Chimères périclines, 892.
Chimie du noyau, 244.
Chimiosynthèse, 453.
Chimiotactisme, 491, 944, 495, 499, 748, 874.
Chitine, 359, 360, 379, 380.
Chitosane, 360, 379.
Chlamydomonadacées, 659.
Chlamydomonadines, 255, 278, 306.
Chlamydomonas, 262, 696,

699, 723, 741, 745, 817, 928, 977, 979, 980, 981, 982, 1010, 1011.
— Braunii, 745.
— media, 742.
— Monadina, 696, 697, 699, 704.
— nivalis, 663.
— ovata, 696, 699.
— pulvisculus, 696, 697.
— racemosus, 380.
— stercorea, 204.
Chloral, 245.
Chlorate de potassium, 361.
Chlore, 399.
Chlorella, 519.
Chlorhydrate de phénylhydrazine, 242.
Chlorochytrium Lemnae, 838.
Chloroforme, 546, 598, 599, 604, 620, 634, 646, 663, 665.
Chlorogonium elongatum, 262.
Chloroiodure de zinc, 626,
Chlorolécithine, 405.
Chloroleucites, 51.
Chlorophiles (plantes), 576.
Chlorophobes (plantes), 576.
Chlorophycées, 128, 134, 136, 510, 838.
Chlorophyllane, 513.
Chlorophylle, 1, 12, 50, 54, 56, 59, 63, 72, 81, 83, 92, 97, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 108, 109, 114, 115, 116, 117, 118, 120, 122, 123, 124, 125, 128, 132, 133, 134, 138, 140, 141, 142, 151, 152, 158, 159, 163, 165, 362, 389, 391, 405, 453, 460, 492, 494, 495, 506, 510, 511, 512, 513, 514, 515, 516, 517, 518, 519, 521, 522, 523, 524, 525, 526, 527, 535, 539, 548, 549, 572, 593, 608, 662, 664, 695, 697, 709, 833, 843, 972, 1011, 1020.
— (constitution chimique de la), 511.
— (localisation de la), 510.
— (origine chimique de la), 513.
— (origine cytologique de la), 513.
— (propriétés spectroscopiques de la), 511.
— (rôle de la), 521, 523.
— (spectre de la), 513.
Chlorophyllines, 512.
Chlorophyllogenèse, 514, 515.
Chloroplastes, 51, 59, 60, 65, 71, 83, 87, 100, 101, 102, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 112, 115, 116, 118, 120, 121, 122, 123, 124, 126, 127, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 150, 151, 152, 158, 159, 160, 161, 163, 164, 165, 246, 251, 291, 351, 355, 391, 392, 396, 416, 460, 488, 497, 510, 513, 514, 516, 517, 518, 519, 520, 522, 523, 524, 525, 526, 527, 537, 548, 549, 551, 552, 553, 565, 566, 569, 570, 572, 574, 636, 637, 639, 641, 642, 649, 650, 668, 694, 696, 695, 697, 699, 701, 702, 709, 710, 749, 758, 771, 772, 773, 829, 900, 978, 979, 980, 997, 1007, 1011, 1019, 1020, 1021, 1029, 1033.
— division (des), 52, 107, 123, 137, 391.
— (régression des), 518.
Chloroplastides, 51.
Chloroplastine, 158.
Chlororaphine, 664.
Chlorose, 515, 519.
Chlorures, 576.
— de calcium et de zinc, 359.
— de fer, 526.
— d'or, 604.
— de platine, 604.
— de potassium, 576.
— de sodium, 576.
— de zinc, 248.
Cholestérols, 403, 415, 429, 431.
Choline, 403, 604.
Chondriocontes, 49, 54, 58, 59, 60, 61, 63, 65, 67, 68, 71, 72, 75, 79, 81, 85, 86, 88, 90, 94, 95, 97, 101, 102, 103, 104, 105, 110, 111, 112, 113, 114, 117, 118, 120, 122, 124, 127, 128, 130, 131, 137, 142, 143, 148, 151, 154, 155, 157, 162, 297, 321, 388, 389, 391, 416, 418, 420, 514, 516, 518, 529, 530, 531, 532, 534, 535, 536, 537, 538, 553, 554, 555, 557, 558, 565, 567, 570, 573, 588, 618, 619, 643, 650, 656, 707, 715, 1024.
Chondrioderma difforme, 23, 32, 284, 346.
Chondriome, 25, 28, 30, 31, 32, 46, 47, 48, 49, 60, 61, 62, 65, 66, 68, 69, 71, 83, 87, 88, 102, 104, 109, 116, 117, 118, 119, 123, 124, 126, 127, 131, 142, 143, 151, 152, 153, 154, 155, 157, 162, 166, 247, 290, 297, 311, 341, 343, 344, 347, 351, 353, 357, 386, 388, 390, 438, 443, 508, 616, 643, 649, 655, 656, 657, 706, 707, 708, 710, 715, 739, 758, 771, 780, 888, 890, 996, 1005, 1019, 1028.
— et glutathion, 167.
Chondriosomes, 27, 29, 31, 32, 34, 41, 42, 45, 49, 50, 51, 55, 56, 57, 59, 61, 68, 69, 71, 72, 76, 77, 78, 81, 82, 85, 87, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 101, 102, 104, 106, 109, 110, 111, 112, 115, 116, 118, 120, 122, 123, 124, 126, 127, 128, 129, 133, 134, 135, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 219, 226, 229, 250, 251, 252, 272, 299, 300, 304, 310, 311, 312, 313, 315, 317, 318, 321, 324, 334, 341, 342, 348, 349, 352, 353, 355, 356, 369, 373, 386, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 395, 397, 399, 404, 414, 418, 419, 420, 423, 507, 508, 509, 510, 514, 519, 532, 552, 553, 556, 564, 568, 573, 588, 599, 610, 611, 616, 618, 619, 628, 636, 637, 638, 643, 649, 650, 651, 655, 656, 659, 660, 662, 711, 711, 740, 891, 978, 981, 1019, 1020, 1025, 1032, 1033.
— actifs dans la photosynthèse, 62.
— (action des températures élevées sur les), 77.
— (altération des), 76, 155.
— (caractères histochimiques des), 77.
— (caractères morphologiques et évolutifs des), 68, 71.
— (caractères physiques des), 72.
— (changement de forme des), 75.
— (constitution chimique des), 77.
— (individualité des), 79.
— inactifs dans la photosynthèse, 62.
— (origine des), 79.
— (relation avec les produits d'élaboration de la cellule des), 80.
— (rôle des), 81.
Chorda filum, 837.
Chou, 372, 1021.
— rouge, 596.
Chromaffines (inclusions), 590.
Chromatine, 175, 191, 203, 205, 207, 211, 220, 227, 242, 243, 250, 252, 257, 259, 718, 775, 776, 777, 778, 783, 792, 793, 797, 798, 799, 800, 903, 959, 1030.

Chromatium, 628.
— Okenii, 187, 664, 665.
Chromatophore, 22, 52, 71, 134, 135, 136, 140, 141, 152, 160, 161, 201, 202, 334, 391, 511, 553.
Chromidies, 251, 252, 348.
— génératives, 251.
Chromidiogamie, 252.
Chromioles, 237.
Chromocentres, 179, 182, 209, 211, 219, 223, 231, 794.
Chromogène, 594.
Chromoleucites, 51.
Chromomères, 237.
Chromonématique, 218.
Chromoplastes, 51. 52, 59, 63, 83, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 116, 137, 150, 158, 160, 308, 519, 525, 526, 527, 528, 529, 530, 531, 532, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 539, 548, 565, 566, 570, 571, 574, 705, 707, 1024, 1033.
Chromoplastides, 51.
Chromosomes, 6, 180, 197, 198, 200, 203, 204, 206, 207, 209, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 233, 235, 236, 257, 239, 240, 241, 242, 243, 251, 259, 260, 265, 268, 269, 387, 388, 736, 754, 770, 774, 779, 782, 783, 785, 789, 790, 791, 795, 798, 800, 801, 802, 803, 804, 805, 804, 806, 807, 808, 809, 810, 611, 812, 814, 817, 820, 822, 824, 830, 831, 835, 836, 856, 871, 872, 874, 877, 880, 881, 882, 883, 884, 885, 886, 887, 888, 891, 893, 894, 895, 896, 897, 898, 899, 900, 903, 904, 905, 902, 903, 904, 905, 906, 911, 912, 913, 914, 915, 916, 917, 918, 921, 924, 925, 927, 929, 934, 936, 937, 938, 939, 940, 941, 942, 943, 944, 945, 947, 950, 952, 953, 954, 955, 956, 957, 958, 959, 960, 961, 962, 963, 964, 965, 967, 968, 969, 972.
— (accroissement accidentel du nombre des), 893.
— (alvéolisation des), 217, 219.
— (caractères morphologiques), 228.
— (— numériques des), 233.
— — (physiques —), 228,
— (clivage des), 208, 209. 220, 230.
— (consistance des), 228.
— diacinétiques, 803.
Chromosomes (dimensions des), 229.
— diploïdes, 814.
— (fissuration des), 211, 214, 219.
— (— longitudinale des), 215.
— haploïdes, 814.
— héteropycnotiques, 883.
— (individualité des), 216.
— sexuels, 883, 885, 888.
— somatiques, 884.
— X, 881, 883, 884, 887.
— Y. 881, 883, 887.
Chromospires, 195 196, 197, 198, 199, 200, 202, 203, 387.
Chronaxie, 488.
Chrysanthèmes, 681.
Chrysanthemum, 236, 971,
Chrysomonadines, 1012.
Chrysomonadinées, 278, 521.
Chylocladia kaliformis, 838.
Chytridiacées, 244, 494.
Chytridinées, 252, 379,
Chytridium, 630.
Ciboria equinophila, 654.
Cicatrisation, 688.
Cils locomoteurs, 254.
— vibratiles, 24, 39, 244, 489, 490.
Cinnamomeæ, 970.
Cinnamomum Camphora, 652.
Cinchonées, 639.
Cinchonine, 604.
Cinèses, 220.
— de maturation, 754.
— réductrices, 968.
— somatiques, 893.
— spermatogénétiques, 255.
Cinétide, 274, 276, 281, 739, 978, 1010, 1011, 1015.
Cinetidomyxa, 278.
Cinétosome, 281.
Cintractia, 831.
Circulation du cytoplasme, 34, 39, 40.
Cires, 403, 644.
Cistes, 142.
Citral, 645.
Citrates, 605.
Citroxalate de calcium, 580.
Cladophora, 5, 22, 135, 161, 166, 203, 660, 667, 691, 741, 839.
— glomerata, 204, 667, 839, 886.
— pellucida, 660.
— prolifera, 660.
— rupestris, 660.
Cladophoracées, 203, 204, 660, 836.
Cladostephus, 72.
Clivage anaphasique, 804, 805.
— — des chromosomes, 209, 230, 806, 811, 824, 890, 899.
— longitudinal des chromosomes, 199, 203, 208, 868, 872.
— du mastigosome, 277.
— métaphasique, 804.
— télophasique, 220.
Clivia, 111, 1033.
— nobilis, 531, 534.
Cloisons, 667, 668, 669, 685.
— criblées, 987.
— tardives, 669.
— transversales, 732.
Cloisonnement, 667, 669, 678, 679, 680, 1006.
— transversal, 680.
Closterium, 135, 289, 579, 667, 736, 772, 817, 877.
— Ehrenbergii, 579.
— moniliforme, 692.
Cnidocystes, 1013.
CO^2, 424, 425, 426, 430.
Coagglutinines, 15.
Coagulation, 3, 4, 7, 77, 78, 148, 412, 423, 438, 482.
— du cytoplasme, 420.
— du protoplasme, 1028, 1032, 1033.
— des nucléoprotéides, 179.
Cobaye, 429.
Cobaea, 682.
Cocaïne, 604.
Coccidies, 198, 258.
Coccidium Schubergi, 198.
Coccobotrys xylophilus, 660.
Cocconeis placentula, 736.
— — var. klinoraphis, 736, 737, 743.
— — var. pseudolineata, 736, 752.
Codéine, 604.
Codiacées, 368, 840.
Codium, 128, 135, 721, 723, 725, 1015.
— elongatum, 840.
— tomentosum, 745, 840.
Cocklebur (mutant), 910, 911.
Coefficient $\frac{\text{cholestérol}}{\text{lécithine}}$ 430.
— lipocytique, 429, 430, 431.
Cœur du bois, 370.
Coferment, 464.
Coffea arabica, 607.
Coiffe, 996.
Col de l'archégone, 707.
— archégonial, 779, 780.
Colchicum umbrosum, 229.
Coleochaete, 700, 702, 809, 817.
— pulvinata, 701.
— scutata, 701.
Colibacilles, 1010.
Collema, 862.
— nigrescens, 862.
— pulposum, 862.
Collenchyme, 587, 998.
Collelotrichum Lindemunthanium, 1021.
Colloïdes, 7, 407, 413.

Colloïdes (données générales sur les), 407.
— cytoplasmiques, 399.
— électronégatifs, 409.
— électropositifs, 409.
— électrolytiques, 410.
— hydrophiles ou stables, 410.
— hydrophobes ou instables, 410.
— protéiques, 410.
— protoplasmiques, 413.
— vacuolaires, 294, 341.
Collybia velutipes, 870.
Colonies de cellules, 17.
Colorabilité du noyau, 403.
Colorants acides, 354.
— — d'aniline, 43.
— azoïques, 359.
— basiques, 199, 241, 294, 359, 403, 720.
— — d'aniline, 286, 315.
— vitaux, 285, 286, 288, 289, 290, 292, 296, 299, 307, 311, 312, 318, 319, 323, 354, 386, 393, 468, 587, 589, 596, 610, 617, 619, 631, 632, 633, 635, 670, 710, 711.
— — acides.
Coloration des vacuoles, 318.
— diffuse primaire, 294, 427.
— — secondaire, 294, 427.
— métachromatique, 614,
— par l'iode de l'amidon, 546.
— postvitale, 76.
— subléthale, 76, 290, 427.
— vitale, 42, 76, 148, 285, 287, 293, 294, 298, 302, 303, 306, 309, 322, 329, 333, 335, 338, 342, 343, 345, 346, 392, 393, 627, 629, 650.
— — des cellules animales, 293.
— — des chondriosomes, 76.
— — des leucoplastes, 148.
Colpodium, 1010.
Colza, 642.
— (huile de), 634.
Combinaisons chimiques, 344.
Combrétacées, 378, 639.
Commélinacées, 374.
Complexe allélomorphe, 925.
— de caractères allélomorphes, 931.
— curvans, 931.
— gaudens, 931.
— lipo-protéique, 38, 115, 352, 396, 397, 404, 415.
— rigens, 931.
— velans, 931.
Comportement du chondriome vis-à-vis des agents physico-chimiques, 152, 154.
Composées, 231, 378, 576, 584, 586, 590, 647, 1001.
Composés ferro-nucléiniens, 58.
— flavoniques, 595.
— organiques, 401.
— pectiques, 259, 285, 359, 364, 366, 368, 369.
— phénoliques, 283, 310, 341, 344, 399, 587, 595, 598, 609.
Composition chimique des vacuoles, 395.
Conditions de l'équilibre (des cellules), 442.
— déterminant la régression des plastes, 140.
— thermiques des êtres vivants, 481.
Conditionnement physico-chimique de la vie, 477, 478.
Condyle, 278.
Confervacées, 621.
Conferves, 520, 986.
Congélation, 481.
Conidies, 63, 625, 626, 727.
— levures, 620, 826.
Conidiophore, 625, 627, 673.
Conifères, 182, 209, 211, 214, 218, 219, 648, 707, 719, 757, 782, 1003.
— et Gnétales (fécondation chez les), 782.
Coniférine, 361, 370.
Conjugaison, 494, 736, 742, 751, 784, 869.
Conjuguées, 134, 160, 198, 199, 257, 553, 667, 681, 694, 735, 742, 758, 771, 814, 815.
— (fécondation des), 742.
Conocephalum conicum, 888.
Consistance des chromosomes, 228.
— semi-fluide des vacuoles, 300.
— des noyaux, 172.
Constantes cellulaires, 429.
— et équilibres cellulaires, 428.
Constituants accessoires de la paroi, 358, 361.
— chimiques des parois squelettiques, 358.
— cytoplasmiques (rôle dans l'hérédité des), 972.
— fondamentaux des parois, 358, 359.
Constitution chimique des chondriosomes, 77.
— — de la métachromatine, 621.
— — du noyau, 399.
— — du protoplasme, 14, 398.
— colloïdale, 46.
— colloïdale du protoplasme, 413.
Constitution lipoïdique des chondriosomes, 167.
— — de l'appareil de Golgi, 341, 347.
— lipoprotéique des plastes, 150.
— morphologique de la cellule, 27.
— nucléoprotéique, 178.
— des noyaux-fils, 219.
— physico-chimique du cytoplasme, 7.
— physique du protoplasme, 407.
Constriction acinétique, 229
— cinétique, 215, 229.
Contenu cellulaire, 31.
— colloïdal des vacuoles, 314.
Contiguité entre noyau et autres constituants, 250.
Contractilité du cytoplasme, 39, 489.
Convergence de forme, 315.
Coordinations organiques, 1005.
Coprinus, 70.
— fimetarius, 669, 870, 879.
— lagopus, 185, 870.
Copromonas, 278.
Copulation, 737, 741, 744, 750, 763, 773, 867, 876.
— hétérogamique, 754.
Corallina, 377, 681.
— officinalis, 838.
Cordaites, 1004.
Cordons rhizomorphiques, 986.
Corethron, 840.
— Valdiviae, 840.
Cordiacées, 639.
Corolle, 537.
Corps adipeux, 355.
— amylifères, 124.
— autoxydables, 166, 592.
— central, 62, 188, 200, 201, 202, 306, 987.
— gras, 401, 525.
— mitochondrial, 124, 711, 712, 712, 739.
— oléiforme, 639, 644.
— parabasal, 138, 277, 1011, 1014.
— phénoliques, 132.
— protéiques, 401.
— réfringents, 310.
— simples, 399.
— tannoïdiques, 136.
Corpuscules argentophiles et osmiophiles, 338.
— métachromatiques, 186, 187, 188, 200, 202, 286, 287, 291, 329, 338, 418, 617, 618, 619, 620, 622, 623, 624, 625, 656.
Corrélations organiques, 1005.
Corticium calcareum, 581.
— puteanum, 33, 34.

Corticium serum, 765, 828, 829, 858.
— varians, 765.
Corydalis, 677.
Corylus, 375, 800.
Coryneum Beyerincki, 1020.
Coscinodiscus biconicus, 841.
Cosmarium, 134, 668, 736, 772, 817, 877.
Côte, 275.
Cotylédon, 87, 100, 504, 505, 507, 540, 543, 563, 564, 580, 594, 596, 599, 606, 612, 614, 642, 643, 644.
— de Pois, 339.
Couche corticale, 201.
— cuticulaire, 371, 372.
— moléculaire, 467.
— monomoléculaire, 468.
— périgranulaire, 409.
— sous-cuticulaire, 371.
Couleurs d'aniline, 175.
Coupes à congélation, 649.
— à la paraffine, 649.
Couples allélomorphes, 946.
— chromosomiques, 915, 918.
— Poinsettia, 916.
— Rolled, 916.
Courants d'action, 488.
— cytoplasmiques, 105, 144, 145, 146, 161, 328, 350, 388, 392, 487, 488.
Courge, 92, 96, 157, 162, 533, 555, 579, 612, 1022.
Couronne flagellaire, 1012.
Crampons, 836.
Crapaud, 690.
Créatine, 492.
Crepidula, 770, 771, 774, 783.
Crepis, 229, 231, 246, 809, 810, 813, 972.
— alpina, 960.
— biennis, 956.
— capillaris, 957, 958.
— setosa, 956, 957, 958, 959, 960.
— taraxacifolia, 800.
— tectorum, 960.
— virens, 214, 215.
Cribles, 375.
— libériens, 384, 1000.
Crinome, 294.
Cristallisation, 585, 611, 612.
Cristallites, 364.
Cristalloïdes, 175, 185, 320, 397, 407, 408, 413, 612, 613, 614.
— intranucléaires, 184, 252.
— — (constitution chimique des), 185.
— — relation avec les nucléoles, 185.
— de mucorine, 660.
— protéiques, 28, 51, 97, 113, 114, 319, 320, 321, 350, 353, 557, 565, 566, 613, 629, 659, 660, 661, 664, 729, 986.
Cristaux, 35, 41, 108, 160, 319, 364, 397, 404, 520, 527, 528, 536, 538, 541, 575, 576, 577, 578, 580, 581, 582, 588, 631, 632, 665.
— d'authocyane, 308, 596.
— de carotène, 109, 158, 528, 536.
— de glutamine, 612.
— de gypse, 365.
— de liliostérol, 602, 603.
— liquides, 404.
— maclés d'oxalate, 614.
— d'oléates, 649.
— en oursin, 581, 614.
— d'oxalate, 288.
— — de calcium, 319, 378, 565.
— de pigment, 533, 535.
— — — anthocyanique, 309.
— de silicosungstate de nicotine, 608.
— de sulfate de calcium, 288, 289.
— ultramicroscopiques, 384.
Crocéine brillante, 359.
— écarlate, 359.
Crochet ascogène, 768.
Crocus, 151.
Croisements, 927, 928, 930, 931, 932, 933, 935, 946, 948, 963, 972.
Croissance, 246, 687.
— du grain d'amidon, 540.
— de la membrane, 384.
Croix de malte, 806.
— noire, 540.
Crucifères, 378, 505, 506, 582, 962.
Crustacés, 482, 1009.
Cryptogames, 22, 680, 682, 800.
— vasculaires, 490.
Cryptomeria, 784, 846.
Cucumis, 1019.
Cucurbita Pepo, 180, 579.
Cucurbitacées, 180, 182, 206, 210, 216, 223, 378, 488, 514, 999.
Cudrania, 888.
Cuivre, 399, 589.
Culture monosperme, 879.
— pure de tissus, 1008.
— d'un Saprolegnia en milieu additionné de rouge neutre, 295.
— de tissus, 18, 79, 414.
Cumingia, 36.
Cupressinées, 757, 846.
Cupressus, 209.
Curvans (complexe), 932.
Cuticule, 372, 372, 375, 650, 1031.
Cutine, 361, 362, 372, 373.
Cutinisation, 372, 999.
Cutleria, 262, 833, 834, 868.
— multifida, 704, 748, 834.
Cutlériales, 256, 262, 704, 747, 833, 868.
Cyanophycées, 62, 63, 79, 81, 141, 165, 186, 198, 200, 306, 354, 386, 488, 508, 518, 538, 618, 653, 655, 662, 668, 693.
Cyanoplastes, 597.
Cyanine, 647.
Cycadales, 26, 173, 255, 264, 270, 271, 273, 274, 490, 677, 708, 715, 716, 718, 719, 755, 756, 757, 758, 780, 781, 782, 844, 846, 1003.
— (microgamètes des), 713.
Cycas, 678, 756, 780.
— revoluta, 254, 275, 715, 717, 780.
Cycle hétéro-homéotypique, 807.
— nycthéméral, 691.
— des plastes, 140.
— vital, 693, 813, 814, 822, 825, 833, 834, 842, 868, 929.
Cyclops, 770, 771, 783.
— brevicornis, 770.
— strenuus, 770.
Cylindre central, 82, 90, 92, 556, 996.
Cylindrocystis, 668, 737, 817.
Cymbella, 735, 736.
— lanceolata, 735, 753.
Cymène, 645.
Cyperacées, 210, 376, 377, 582.
Cyperus esculentus, 642.
— fuscus, 206.
Cypripedium, 789, 856.
— insigne, 250.
— parviflorum, 855.
Cystides, 986.
Cystoclonium purpurascens, 838.
Cystococcus humicola, 519.
Cystolithes, 378.
Cystopus, 727, 726.
— Bliti, 726.
— candidus, 727.
— Portulacae, 726.
— Tragopogonis, 727.
Cystoseira, 132, 246, 263, 837, 995.
— barbata, 687.
Cytinus Hypocistis, 142.
Cytoblastes, 4, 674.
Cytoblastème, 4, 674.
Cytochimie, 1, 8.
Cytochrome, 473.
Cytocinèse, 666.
Cytodiérèse, 666, 668, 670, 671, 681, 685.
Cytogamie, 860, 863.
Cyto-génétique, 975.

Cytologie, 1.
— appliquée à la génétique, 891.
Cytome, 62, 350.
Cytomixie, 252, 800.
Cytomorphologie, 1.
Cytophysiologie, 1.
Cytophysique, 1, 8.
Cytoplasme, 27, 29, 30, 31, 32, 34, 42, 81, 85, 100, 147, 148, 149, 152, 159, 160, 164, 165, 166, 167, 185, 188, 189, 202, 212, 213, 214, 221, 222, 223, 226, 241, 243, 447, 250, 264, 267, 268, 272, 282, 283, 284, 285, 286, 289, 291, 293, 294, 299, 300, 302, 304, 347, 355, 386, 387, 388, 393, 395, 397, 399, 404, 413, 414, 415, 416, 418, 420, 423, 424, 437, 503, 507, 574, 576, 597, 600, 610, 649, 650, 653, 654, 656, 657, 662, 669, 682, 687, 688, 706, 707, 708, 709, 712, 714, 716, 718, 729, 731, 733, 734, 739, 748, 758, 759, 760, 773, 774, 776, 778, 779, 780, 781, 782, 783, 788, 799, 800, 888, 890, 960, 961, 962, 977, 978, 1023, 1024, 1025, 1026, 1026, 1027, 1028, 1032, 1033.
— coagulé, 429.
Cytoplasme et métabolisme, 6.
Cytoplasme vis-à-vis des colorants vitaux et dans les coupes fixées, 42.
Cytosine, 402.
Cytosomes, 62, 350.
Cytotactisme, 499.

D

Dadoxylon Brandlingii, 1004.
Dahlia, 585, 586.
— variabilis, 585.
Dammara, 809.
Daphniphyllum, 888.
Darwinia, 739.
Dasya elegans, 838.
Dasycladus, 721, 725, 741, 839.
Datisca, 888.
Datura, 246, 807, 892, 897, 904, 905, 912, 923, 974.
— Stramonium, 246, 795, 896, 895, 900, 903, 906, 907, 908, 912, 913, 916, 918, 920, 921.
— Tatula, 918.
Daucus, 650, 1019.
Debaryomyces, 734, 743.
— globosus, 869.
Décaploïde (espèce), 970, 971.
Décapodes, 738.
Décarboxylation, 459.
Déclanchement des divisions, 687, 688.
Découverte de la caryocinèse, 7.
— de la cellule, 2.
— des chondriosomes dans les cellules animales, 49.
— — — — — — végétales, 51.
— des constituants morphologiques du cytoplasme, 7.
Dédifférenciation, 140, 1008.
Dégénérescence, 114, 115, 141, 575.
— cellulaire, 1033.
— — pendant la fanaison des fleurs, 1033.
— des chloroplastes, 1021.
— des chondriosomes, 348.
— graisseuse, 352, 405, 636, 1030.
— du parabasal, 276.
— des plastes, 772.
Dégradation et synthèses, 447.
— de la sexualité, 693, 860.
Degrés de perméabilité cellulaire, 441.
Delesseria, 995.
— sanguinea, 838.
Delesseriacées, 128, 131, 989, 991, 995.
Délimitation des ascospores, 684.
Delphinium, 596.
Deltapurpurine, 359.
Démasquage des lipoïdes, 342, 352, 405.
Demi-fuseaux, 770.
Densité du cytoplasme, 37.
Dents de feuilles, 122.
— de folioles, 599.
— — — de Rosier, 297, 298, 303.
Dépendance de la coloration et du pH du milieu, 296.
Dépense d'énergie, 443.
Déplacements des chloroplastes, 101.
— des chondriosomes, 72.
— des leucoplastes, 144.
Déplasmolyse, 440.
Deprimens (complexe), 932.
Derbesia, 135, 702, 1010, 1011.
Derbesiacées, 368.
Dermatogène, 53, 996.
Dermatoplasma, 385.
Dermatosomes, 385.
Déshydrase, 472.
Déshydratation, 412, 462, 481.
Déshydrogénation, 345.
— des vacuoles, 319, 322, 334.
Désimbibition du cytoplasme, 393.
Desmarestia, 310, 580.
— aculeata, 580.
— Dudresnayi, 580.
Desmidiacées, 183, 203, 257, 485, 490, 496, 579, 667, 736, 742, 772, 773, 817, 877.
Desmose, 281, 1011.
Désorganisation du cytoplasme, 284.
— des plastes, 1033.
Détection des lipoïdes, 141.
Détermination du sexe, 879, 880.
Déterminisme de la multiplication cellulaire 686.
— sexuel, 694.
Deutoplasme, 30, 343, 738.
Développement, 10.
Dextrinase, 563.
Dextrine, 318, 464, 550, 561, 562, 563, 585, 586, 653.
Diacinèse, 262, 737, 751, 792, 795, 796, 809, 818, 824, 834, 840, 841, 896, 897, 903, 915, 916, 955, 956, 961, 962, 963, 965, 966.
Diades, 795.
Diaphragme, 667, 668, 681, 682.
Diastases, 14, 31, 46, 283, 354, 410, 412, 463, 464, 465, 466, 469, 503, 504, 505, 506, 507, 563, 564, 565, 588, 589, 609, 623, 651, 654.
— (caractères principaux des), 463.
— (localisation des), 503.
— (nature chimique des), 464.
— (réversibilité des), 465.
— protéolytiques, 609, 1033.
— synthétisantes, 565.
Diastasique (action), 464.
— (phénomène), 464.
Diastole, 347, 978.
Diatomées, 135, 253, 254, 256, 264, 265, 267, 270, 367, 483, 490, 493, 496, 521, 621, 668, 694, 735, 736, 737, 750, 751, 752, 754, 772, 773, 833, 840, 841, 868.
— benthiques, 368, 735, 736, 738, 740, 743, 749, 750, 772, 840.
— — (fécondation des), 743.
— — (gamètes des), 736.
— centriques, 368.
— digamétiques, 75.
— diplobiontiques, 841.
— hétérogames, 751.
— monogamétiques, 752.
— planctoniques, 735.
Dicaryon, 762, 763, 765, 766, 767, 769, 770, 825, 828, 861, 863, 864, 865,
Dicaryophyte, 762, 764, 861.
Dicotylédones, 180, 184, 547, 597, 604, 608, 612,

679, 680, 825, 848, 849, 853, 854, 996, 998, 999, 1000.
Dictyocinèse, 334.
Dictyopteris, 328.
Dictyosomes, 334, 337, 338.
Dictyosphaeria, 251.
Dictyota, 262, 669, 723, 832, 868.
— dichotoma, 263, 832.
Dictyotales, 256, 262, 706, 747, 774, 778, 833, 836, 838, 868, 993.
Dictyuchus, 723.
Didipoïde, (nombre), 234.
Didymium difforme, 832.
— nigripes, 296, 345, 832.
Didymochrysis paradoxa, 1010, 1011.
Différenciation cellulaire, 16, 82, 300, 396, 977, 983, 996, 1005, 1006.
— sexuelle, 695.
Digestion, 326, 327, 504, 505, 507, 611, 624.
— de l'amidon, 139, 562, 563.
Digitale, 587.
Digitalis, 951.
— lanata, 959.
— lutea, 951.
— micrantha, 951,.
Digitaloside, 587.
Digitoxigénine, 587.
Digitoxose, 587.
Diholoside, 584.
Dimensions de la cellule, 26.
Dimension des noyaux, 171.
Diméthylparaphénylènediamine, 249.
Dimorphisme caryologique, 882.
Dinomitose, 198, 199.
Diodanges, 814.
Diodes, 814.
Dionaea, 500, 506, 794.
— muscipula, 190.
Dioon, 272, 678, 708, 756, 757, 780, 844, 845.
— edule, 173, 271, 678, 716, 717, 718.
Dioscorea caucasica, 888.
— sinuata, 887.
Diospyros, 310.
Dipeptides, 401.
Diphénol, 591.
Diphénylamine, 578, 579.
Diplanie, 723.
Diplobiontiques (êtres), 814.
Diploïde (nombre), 234, 968, 970, 971.
Diplontes, 927.
Diplophase, 814, 822, 826, 828, 831, 835.
Diplotène, 795.
Dipodascus, 180, 819, 820.
— albidus, 732.
Dipsacacées, 231, 235.
Dipsacus, 235.
Dipterocarpacées, 648.
Discomycètes, 80, 221, 223, 260.
Disjonction chromosomique, 901, 925.
Dislocation moléculaire, 283.
Disome, 803.
Dispermie, 778, 895.
Dissociation dicentrique, 801.
Distomatines, 1010, 1011.
Distinction du protoplasme animal et du protoplasme végétal, 12.
Dichotomosiphon, 368.
Divers degrés d'organisation des végétaux, 978.
Diversité des protoplasmes, 13.
Division caryocinétique, 719.
— cellulaire, 689.
— conjuguée, 764.
— du centrosome, 281.
— des chloroplastes, 52, 107, 123, 137, 391.
— des chondriosomes, 50, 75, 79, 134.
— du chromatophore, 135.
— des chromosomes, 221.
— du corps central, 201.
— hétérotypique, 837, 856, 897, 904.
— homéotypique, 736, 806, 855, 856, 857, 944, 957.
— des leucoplastes, 146.
— méiotiques, 755, 790, 841, 855.
— des mitochondries, 74.
— des noyaux, 168, 387,
— nucléaire, 189, 191, 193. 194, 203, 625, 668, 675, 705.
— — des Cyanophycées, 202.
— palintomique, 279, 280.
— des phéoplastes, 134.
— des plastes, 58, 59, 136, 138.
— post-méiotiques, 755.
— réductrices, 736, 755, 790, 814, 841, 846, 847, 849, 895, 936.
— chez les hybrides, 950.
— somatiques, 903.
— du travail physiologique, 6, 984, 1004.
Doassansia, 735.
Dodécaploïde (espèces), 970.
Donateurs d'hydrogène, 476.
Données générales sur la cellule, 9.
— sur la physiologie cellulaire, 432.
Doodia, 220, 810.
Doronicum, 810, 813.
Double coloration vitale du chondriome et des vacuoles, 313.
— fécondation, 6, 786, 787.
Doublement des chromosomes, 902.
Draba aizoides, 1019.
— verna, 871.
Dracaena, 223, 634.
Draparnaldia, 134, 136, 741.
Drimiopsis, 231.
Drosera, 181, 326, 505, 506, 508, 659, 793, 794, 809.
— intermedia, 952.
— rotundifolia, 508, 680, 952.
Droséracées, 182, 506.
Drosophila, 887, 925.
— melanogaster, 925.
— obscura, 925.
— virilis, 925.
— Willistoni, 925.
Drosophile, 893, 925, 928, 931, 945.
Drosophyllum, 500, 506. 507. 508.
— lusitanicum, 326, 508.
Dryopteris setigera, 232.
Dualité du chondriome, 37, 61, 62.
Dulcitol, 584.
Durée de la mitose chez les Végétaux supérieurs, 220.
— — — — dans les hématies de Triton, 220.
Dwarf (mutant), 911, 916.
Dwarfsugarloaf (mutant), 916, 917.
Dystomie, 1010.
— parasitaire, 1009.

E

Eau, 400, 401, 406.
— à l'état de vapeur, 435.
— — — liquide, 436.
— bromée, 590, 591.
— dans la cellule, 433.
— de Javel, 619.
— de mer, 482.
— iodée, 362, 455, 546.
— oxygénée, 469, 470, 1025.
Ebauches foliaires, 54, 101, 102, 103, 151, 351, 389,
Ecailles, 144, 145, 147, 159, 558, 575, 600, 601, 602, 603.
— axillaires, 102.
— d'Oignon, 365.
Echanges aérobies, 451.
— gazeux, 141.
— interchromosomiques, 925.
— de matière et d'énergie, 1.
Echinocardium, 187.
Echinodermes, 311, 475, 747.
Echinus, 910, 911.
Ecidiospores, 762, 829, 830, 868.
Eclectosomes, 166.
Ecorce, 234, 366, 425, 587, 588, 590, 987, 991, 996.
— d'Equisetum arvense, 366.

Ectocarpales, 704, 830, 868.
— (gamètes des), 703.
Ectocarpus, 569, 986, 987.
— globifer, 139.
— paradoxus, 987.
— secundus, 747.
— siliculosus, 139, 703, 746.
— tomentosus, 499.
Ectoplasme, 37, 50, 1011.
Ecusson, 120.
Elaïoplastes, 636.
Elaphomyces granulatus, 654.
Elasmobranches, 786.
Elasticité du cytoplasme, 35, 415.
Elastostema acuminatum, 872.
— sessile, 872.
Electivines, 311.
Electrisation de contact, 409.
Electrolytes, 410, 412, 413.
Electrons, 473.
Eléments biogénétiques, 400.
— deutoplasmiques, 707.
— de Golgi, 334, 337.
Eléoplastes, 636, 637, 638, 639, 640.
Elodea, 497, 498, 565, 887.
— (feuilles d'), 177.
— canadensis, 72, 74, 92, 102, 103, 104, 107, 150, 156, 190, 351, 416, 417, 420, 485, 552, 883,
— — (noyaux homogènes d'), 178.
— gigantea, 884.
Elongate (mutant), 910, 911.
Embryologie, 1.
— causale, 891, 892.
Embryogenèse, 673, 677, 679, 1002.
Embryon, 87, 117, 143, 249, 319, 320, 375, 504, 505, 605, 609, 674, 678, 738, 786, 843, 873, 875, 876, 973, 1005, 1007.
— d'Echinodermes, 311.
— de Haricot, 247.
— de Légumineuses, 465.
— d'Orchidées, 355.
— diploïdes surnuméraires, 875.
— haploïdes, 246, 874.
Embryonie nucellaire, 875.
Emissions nucléaires, 250.
Empois, 562.
— d'amidon, 465, 562, 657.
Empusa muscae, 380.
Emulsine, 465, 506, 508.
Emulsion, 608.
Emulsoïdes, 410.
Enchaînement peptidique, 401.
Enclaves à huiles essentielles, 350.
— du cytoplasme, 347.
Encre, 589.
Endymion, 220.
Endoderme, 142, 506, 587, 605.
Endogone lactiflua, 732.
Endomyces, 674.
— capsularis, 869.
— fibuliger, 869.
— Magnusii, 65, 72, 304, 312, 338, 388, 642, 655, 733, 734, 821.
Endomycétacées, 180, 181, 193, 741, 744, 761, 820, 869.
— et Levures (fécondation des), 744.
Endophyllum Centranthirubri, 870.
— Euphorbiæ-silvaticae, 831.
— Sempervici, 831.
Endoplasme, 37.
Endo-Urédinales, 831.
Endosperme, 5.
Endospore, 374.
Energides, 19, 21, 23, 724, 850, 976, 1010, 1011, 1014.
Energie, 432, 447, 449.
— chimique, 488.
— mécanique, 488.
Entamibes, 251.
Entamœba ranarum, 258.
Enteromorpha, 741, 983.
Entyloma, 735.
Eosinates de bleu de méthylène, 617.
Eosine, 43, 283, 633, 634, 1025.
Ephedra, 678, 679, 719, 738, 786, 844.
— altissima, 679.
— distachya, 786.
— trifurca, 679, 786.
Epi, 562.
Epicarpe, 307, 530, 531, 532, 533, 535, 539.
Epictèse, 443.
Epidendron variegatum, 858.
Epiderme, 72, 83, 101, 109, 110, 111, 143, 144, 154, 173, 185, 365, 237, 376, 504, 505, 531, 533, 536, 537, 538, 548, 553, 565, 570, 587, 590, 591, 596, 597, 603, 605, 608, 636, 637, 650, 659, 996.
— de Carex silvatica, 376.
— de la tige de Klopstockia cerifera, 373.
— des écailles d'Oignon, 365.
Epilobium, 809.
Epinard, 234.
— (feuilles d'), 406.
Epine-vinette, 829.
Epipactis pubescens, 858.
Epiphyllum, 659.
Epiphytes, 700.
Epiplasme, 67, 69, 623, 624, 641, 654.
Epitheliums ciliés, 254.
Equilibres cellulaires, 343.
— de Donnan, 444.
— de l'eau dans la cellule, 434.
— des cellules, 431.
— d'oxydo-réduction, 475.
— dynamiques, 446.
— osmotiques, 148.
— statiques, 433.
Equisétales, 120, 122, 254, 375, 713, 714, 995.
Equisetum, 214, 264, 270, 271, 374, 376, 714, 715.
— arvense, 208, 214, 366, 714, 715, 888.
— limosum, 888.
— maximum, 888.
Erable, 203, 584, 910.
Eremascus, 734, 744, 750.
— fertilis, 869.
Eremosphaera viridis, 1015.
Ergastome, 350, 635.
Ergastoplasme, 7, 251, 252, 348, 349, 583.
Ergot du Seigle, 604.
Ergotinine, 604.
Ergotoxine, 604.
Ericacées, 142.
Erigeron, 720.
— glabellus, 813.
— Karwinskianus var. mucronatus, 850.
Eriophyes breviatus, 1019.
Erophila, 871.
— cochleoïdes, 871.
— confertifolia, 871.
— violaceo-petiolata, 871.
Eremascus, 734, 744.
— fertilis, 733.
Erreur de concentration, 425.
— lipoïde, 425.
— protéique, 425.
Erysiphacées, 626.
Erysiphe, 733.
— communis, 684.
— Cichoracearum, 684.
Erythrea, 597.
Erythrile, 442.
Erythrodextrines, 547, 562.
Erythrosine, 34, 43, 615, 665.
Escargot, 466.
Espèces Jordaniennes, 871.
— synthétiques, 964.
Essence-s, 14, 42, 290, 350, 352, 353, 378, 399, 505, 505, 609, 610, 635, 637, 639, 644, 645, 646, 647, 648, 649, 650, 651, 652, 653.
— (rôle des), 651.
— d'Ail, 645.
— d'Amandes amères, 651.
— de Cannelle, 645.
— de Citron, 645.
— de Copahu, 645.
— de Gingembre, 645.
— de Girofle, 645.
— de Lavande, 645.
— de Menthe, 645.

Essence de Moutarde, 505, 645, 646, 649.
— de Térébenthine, 645, 646.
— de Thym, 645.
Etain, 399.
Etamine, 54, 308, 501, 575.
Etat d'agrégation de l'anthocyane, 297, 299.
— — — du pigment, 299.
— — — des vacuoles, 299.
— colloïdal, 4, 10, 44, 158, 407.
— colloïdal du cytoplasme, 688.
— — et cristalloïdal, 408.
— cristallin de la membrane, 364.
— diploïde, 898.
— mésomorphe, 404.
— pleuroconté, 723.
— polyénergide, 1009.
— secondaire des parois chez les Végétaux supérieurs, 368.
— triploïde, 898.
Ether, 242, 245, 441, 520, 525, 589, 598, 601, 604, 620, 634, 646, 663, 665.
— de pétrole, 525, 526, 646.
— du glycérol, 403.
— sel, 513.
Ethérification, 645.
Ethers aromatiques, 639.
— azotés et phosphorés, 403.
— de l'acide phosphorique, 403.
Ethylène, 467.
Ethylglucoside, 465.
Etioline, 525.
Etiopurpurine, 512.
Etoile de mer, 877.
Etude d'ensemble du métabolisme, 447.
Eualchimillées, 872.
Eucalyptus, 307.
Euchromatine, 883.
Euchromosomes, 882.
Eudorina, 274, 697, 698, 699, 817, 867, 980.
— elegans, 262, 980.
Eufilicinées, 843, 844.
Eugénol, 645.
Euglena acus, 658.
— Ehrenbergii, 658.
— pisciformis, 691.
— viridis, 197, 199.
Euglénacées, 138, 659.
Euglènes, 138, 244, 258, 347, 489.
Eugléniens, 195, 198, 258, 306, 621.
Euglenopsis vorax, 193.
Eumycètes, 379, 380, 381, 729, 730, 732, 770, 774, 783, 814, 828, 860, 869, 985, 997.
— (gamètes des), 730.
Euphorbia, 576, 609, 611.
— biglandulosa, 259.
— canariensis, 372, 561.
— cœrulescens, 578.
— Grantii, 561.
— heterophylla, 560, 561.
— mamillaris, 561.
— parvimamma, 561.
— peplus, 560, 561.
— procera, 851, 852.
— resinifera, 560, 561.
Euphorbiacées, 21, 22, 576, 608, 906, 907.
— cactiformes, 578, 580, 609.
Euphorbes, 559, 560, 561.
Euploïdes (séries chromosomiques), 236, 964, 971.
Eu-Urédinales, 829, 830.
Evolution des plastes dans les Végétaux chlorophylliens inférieurs, 115.
Evolution des vacuoles, 297, 298, 299, 305.
— — — dans les Phanérogames, 299.
Excitabilité, 477.
Excitants, 477, 484.
— chimiques, 484.
— électriques, 488.
— lumineux, 487.
— mécaniques, 487, 500.
— thermiques, 486.
Excitation, 507.
Excrétion, 508.
Exine, 375,.
Exoascacées, 752, 765, 826, 831.
Exospore, 374.
Extra-chromosomes, 881, 882, 914, 915, 916.

F

Facteurs allélomorphes, 931.
— léthals, 944.
— photodynamiques, 690.
Faisceaux libéro-ligneux, 588.
Falkenbergia, 629, 630.
— Doubletii, 629, 630, 631, 632.
— Hillebrandii, 629, 632.
Fanaison, 1033.
Faux parenchyme, 984.
— tissus, 828, 985, 986.
Fécondation, 85, 130, 185, 495, 497, 569, 689, 693, 694, 696, 719, 726, 727, 730, 733, 737, 738, 741, 744, 745, 746, 747, 748, 749, 752, 753, 755, 757, 757, 759, 761, 762, 770, 771, 772, 774, 775, 776, 777, 778, 779, 780, 781, 783, 784, 786, 787, 788, 814, 817, 818, 820, 821, 823, 825, 828, 830, 832, 866, 868, 880, 884, 886, 889, 890, 895, 909, 925, 960, 972.
— chez les Angiospermes, 783.
— chez les Champignons à gamétanges, 759.
— chez les Champignons à gamètes, 761.
— chez les Cycadales et le Ginkgo, 780.
— des Endomycétacées et Levures, 744.
— de l'oosphère, 788.
— (phénomènes intimes de la), 758.
— chez les Gymnospermes, 780.
— du sac embryonnaire, 788.
— des Volvocales et Ulothricales, 741.
— hétérogamique, 744, 745.
— — avec gamètes immobiles, 745.
— — — — mobiles, 748.
— isogamique, 741, 743.
Fegatella, 263.
Fer, 167, 399, 400, 406, 512, 515, 526.
Fermentation, 447, 448, 449, 450, 452, 490, 692.
— alcoolique, 458, 466, 472.
— et respiration, 449, 450.
— sans liens entre elles, 450.
— sous-jacente à la respiration, 449.
— sulfureuse, 629.
Ferments autocatalytiques, 975.
— lactiques, 486.
— protéolytiques, 520.
— respiratoire, 470, 471.
Ferricyanure de potassium, 589.
Ferrocyanure de potassium, 604.
Fertilizine, 495.
Festuca, 800.
Feuille, 53, 54, 75, 92, 100, 102, 103, 104, 105, 106, 116, 119, 121, 122, 141, 141, 143, 150, 156, 158, 163, 172, 177, 184, 372, 390, 396, 417, 420, 433, 505, 506, 516, 517, 547, 548, 549, 552, 557, 562, 565, 570, 571, 574, 580, 581, 584, 586, 592, 594, 596, 598, 605, 607, 608, 636, 641, 647, 653, 659, 660, 896, 905, 918, 921, 993, 997, 998, 999, 1019, 1023, 1024, 1025, 1029.
— d'Elodea canadensis (noyau de), 179.
— de Rosier, 420.
— de Tulipe,
— panachées, 970.
Fève, 612, 894.
Fibres, 998, 1002.
— de Ramie, 364.
— fusoriales, 221, 670.

Fibrilles fusoriales, 225.
Fibroblastes, 1008.
Fibrosinkörper, 626.
Ficaria ranunculoides, 149.
Ficus carica, 610, 611.
— elastica, 609.
— — (cystolithes de), 377.
— Guldenia, 610.
Figures asteriennes, 268.
— caryocinétiques, 666, 667.
— myéliniques, 404, 405, 1027.
— pseudomyéliniques, 1026.
Filament ascogène, 66, 766.
— axial, 255.
— mycéliens, 642, 764, 984.
— synizésique, 816.
Filicales, 116, 184, 204, 713, 718, 993, 1007.
— (microgamètes des), 713.
Filtration, 413.
Fissuration des chromosomes, 211, 214, 219, 807.
— longitudinale des chromosomes, 215.
Fixateurs, 43, 50, 133, 138, 149, 150, 175, 179, 183, 314, 354, 386, 423, 514, 518, 589, 619, 668, 684, 798, 799.
— chromiques, 371.
— chromo-osmiques, 50.
— mitochondriaux, 77, 149, 423.
Fixation, 43, 151, 204, 212, 213, 221, 240, 318, 773.
— mitochondriale, 44, 46.
Flagellates, 695.
Flagelles, 24, 39, 254, 255, 269, 271, 273, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 489, 490, 497, 694, 696, 697, 698, 699, 700, 701, 702, 703, 704, 705, 706, 709, 712, 713, 714, 715, 716, 717, 718, 722, 723, 726, 735, 739, 740, 742, 743, 745, 747, 776, 780, 978, 979, 980, 981, 1010, 1011, 1014, 1015, 1011.
— (mouvements de rotation des), 489.
Flagellés, 138, 141, 191, 193, 204, 255, 275, 278, 328, 492, 621, 695, 740, 1011, 1029.
— hétérotrophes, 142.
Flavens (complexe), 932, 933.
Flavens-stringens (hybride), 946.
— -velans (hybride), 946.
Flavivelutina (hybride), 946.
Flavone, 594.
Flavonols, 594, 595, 597, 598, 599, 600.
Fleurs, 51, 100, 108, 109, 111, 112, 114, 116, 141, 143, 307, 417, 519, 527, 529, 531, 533, 534, 535, 538, 570, 571, 572, 593, 594, 596, 597, 598, 647, 896, 915, 920, 921, 922, 923, 924, 961, 964, 972, 1023, 1033.
— dioïques, 886.
Floculation, 286, 292, 299, 409, 412, 483.
— des colloïdes vacuolaires, 292.
— des tannins, 286.
Floraison, 185, 652.
Floridées, 72.
Floridoside, 587, 659.
Fluor, 399, 400.
Fluorescence, 151, 511, 520.
Fluorescéine, 633, 634.
Fluorures, 486.
Fructose, 584, 585, 586.
Foie, 155, 156, 162, 165, 390.
— de Grenouille, 49, 390.
— de Rat, 569.
Folioles, 500, 599, 919.
— de Noyer, 314.
— de Rosier, 315, 317, 420.
Fonction acide, 410, 411.
— alcaline, 411.
— alcool, 403.
— amine, 403.
— basique, 410.
— des chondriosomes, 163.
— plastes, 163.
— chlorophyllienne, 128, 141, 142, 983.
— éclectique et pharmacopexique des chondriosomes, 166.
— des noyaux, 244.
— peroxydasique, 166.
— phénolique, 593.
— des plastes, 115.
— — — et des autres chondriosomes, 163.
— de réduction et d'oxydation, 166.
— de réserve, 456.
— de sécrétion, 503.
— de synthèse, 168.
Fonctionnement de la cellule, 433.
Fongocellulose, 379.
Fongose, 380.
Fontinalis antipyretica, 123, 416, 641.
Foraminifères, 4, 251.
Force de succion, 438.
— osmotique, 434.
Formation de l'anthocyane, 297, 299.
— des chromosomes, 212.
— du fuseau, 213.
— ergastoplasmiques, 349.
— libre des cellules, 666, 674, 677, 679, 680, 683.
— paraplasmiques, 347, 395, 417, 456.
Formes de la cellule, 26.
Formes des noyaux, 168.
— spécifique, 10.
— tétraploïdes, 887, 895.
Formes triploïdes, 896.
Formiate de cérium, 580.
Formol, 43, 50, 78, 149, 151, 286, 315, 423, 598, 615, 620.
— premier produit de la photosynthèse, 459.
— bichromate, 78.
Fossombronia, 778.
— angulosa, 774, 776, 778.
Fougères, 118, 120, 141, 218, 221, 236, 254, 490, 491, 515, 756, 813, 814, 843, 845, 863, 866, 874, 879, 999, 1007.
Fragmentation des leucoplastes, 147.
— du noyau, 190, 1021.
— nucléaire,
— des vacuoles, 325, 329.
Frêne, 584.
Fritillaria, 789, 790, 797, 798.
— imperialis, 229, 531, 675.
— — (albumen de), 179.
— tenella, 786, 789.
Froid (action sur la mitose, du), 894.
Fronde, 836, 987.
Fructoholosides, 561, 585, 586.
Fructose, 248, 550, 562, 584, 585, 586.
Fruit, 51, 108, 109, 116, 307, 372, 519, 525, 527, 529, 530, 531, 533, 534, 539, 584, 590, 594, 647, 648, 659, 902, 918.
— de Ronce, 307.
Fucales, 125, 132, 133, 134, 221, 246, 256, 267, 327, 702, 704, 720, 745, 770, 771, 775, 830, 834, 839, 989, 990, 991.
— (gamètes des), 705.
Fuchsine, 601, 620, 659.
— acide, 68, 78, 149, 241, 252, 351, 353, 561, 573, 610, 651.
Fucosane, 592, 829, 1007.
Fucoxanthine, 520, 521.
Fucus, 36, 132, 137, 236, 254, 262, 263, 267, 275, 367, 488, 576, 577, 705, 713, 747, 749, 773, 834, 878, 993, 994.
— serratus, 139.
— vesiculosus, 132, 747.
Fuligo, 498.
— septica, 36, 64, 402, 495, 1017.
— varians, 400.
Funaria, 245, 425.
— hygrometrica, 641, 895.
Fundulus, 482.
Funkia, 980.
— caerulea, 636.
— lancifolia, 636.
— ovata, 876.
— Sieboldiana, 636.
— subcordata, 637.
— subovata, 637.

Furcellaria, 986, 989.
— fastigiata, 984, 985.
Fuseau, 192, 196, 213, 214, 215, 216, 221, 222, 225, 241, 243, 253, 254, 256, 257, 259, 263, 264, 265, 268, 269, 270, 273, 277, 387, 770, 782, 790, 800, 803.
— achromatique, 204, 223, 357, 784.
— caryocinétique, 255, 268, 666, 675.
— central, 267.
— de caryocinèse, 683.
— fibrillaire, 225.
— multipolaire, 800, 1025.
— primaires, 677.
— primitifs, 676, 685.
— — et secondaires, 681, 682.
— secondaires, 675, 676, 677, 684, 685.
Fusiformis (groupe), 188.
Fusion des chloroplastes, 772.
— intégrale des chromosomes, 807.
— des cytoplasmes, 758, 761.
— Dangeardienne, 769.
— Harperienne, 769.
— des mitochondries, 124.
— des noyaux, 758, 762, 765.
— nucléaire, 583, 754, 759, 786.

G

Gagea, 636, 895.
Galactanes, 362.
Galactinia, 608, 986.
— succosa, 767, 769, 824.
Galacto-arabane, 362.
Galactoholosides, 585.
Galactose, 248, 359, 362, 367, 585, 587.
Galanthus, 677.
— nivalis, 170.
Galles, 171, 590, 1019, 1022.
Gallium, 399.
— Mollugo, 1022.
Galtonia, 183, 809, 810.
— candicans, 184, 185, 220, 229, 230, 231, 708.
Galvanotactisme, 499.
Gamétange, 498, 661, 695, 696, 721, 725, 726, 727, 728, 729, 730, 731, 732, 735, 744, 751, 752, 754, 759, 760, 766, 768, 840, 845, 862, 863, 868.
— gamètes, 730, 731, 732, 943, 744.
Gamétangie, 766.
Gamètes, 25, 138, 139, 234, 275, 492, 494, 592, 693, 694, 695, 696, 697, 698, 699, 700, 701, 702, 703, 705, 707, 709, 713, 715, 719, 720, 722, 723, 724, 725, 726, 727, 728, 729, 730, 733, 734, 735, 736, 737, 739, 740, 741, 742, 743, 744, 745, 746, 747, 748, 749, 750, 751, 752, 753, 754, 757, 758, 759, 761, 770, 771, 773, 779, 780, 788, 789, 790, 814, 823, 829, 833, 831, 833, 835, 836, 837, 853, 858, 867, 869, 877, 889, 890, 891, 897, 921, 922, 925, 930, 931, 946, 959, 962, 963, 964, 970, 972, 981, 1007, 1017.
Gamètes des Champignons, 720.
— des Conjuguées, 735.
— des Diatomées, 735, 736.
— des Dictyotales, 706.
— des Eumycètes, 731.
— des Fucales, 705.
— des Péronosporacées, 726, 727.
— des Mucorinées, 728.
— du Spermophthora, 724, 729.
— des Végétaux et Animaux, 738.
— diploïdes, 894, 899.
— femelles, 746.
— — des Animaux, 738.
— — des Archégoniates, 706.
— flagellés, 281.
— gamétanges, 725.
— — des Mucorinées, 728.
— mâles, 124, 130, 702, 746.
— — des Animaux, 738.
— mobiles, 744.
Gamétophyte, 6, 203, 233, 235, 246, 693, 734, 813, 816, 817, 825, 826, 829, 834, 836, 838, 842, 848, 849, 855, 858, 865, 879, 880, 888, 900, 924, 927, 928, 945, 956.
— diploïde, 879, 897.
— haploïde, 900.
— mâle, 883.
Gammarus, 482.
Gamosomes, 793.
Ganglions lymphatiques des Mammifères, 240.
Garance, 600.
Gasteria verrucosa, 232, 798.
Gasterogrimmia crinita, 124.
Gastéropodes, 739, 769.
Gastrodia, 855.
Gaudens (complexe), 931, 944.
Geaster fornicatus, 381.
Géastérine, 381.
Gel, 42, 45, 159, 407, 409, 412, 415.
— alcalin, 414.
Gélatine, 159, 411, 442.
Gelée, 320, 360, 362, 412.
Gelidium, 375.
Gélose, 411.
Gemmation, 673.
Gemini, 795, 796, 802, 807, 813, 818, 838, 840, 859, 871, 909, 940, 944, 946, 950, 951, 954, 955, 956, 957, 960, 963, 965, 966, 968.
Gemmule, 54, 55, 101, 102.
Gènes, 898, 914, 972.
Génétique, 891.
Génome, 898, 973.
Génotype, 898, 929, 941.
Gentiane, 600.
Gentisénine, 600.
Geopyxis Catinus, 654, 657.
Géotactisme, 498.
Géraniol, 645.
Geranium dissectum, 1022.
Germanium, 399.
Germination, 19, 23, 87, 100, 101, 116, 118, 128, 151, 184, 295, 321, 325, 329, 355, 381, 504, 507, 559, 569, 605, 606, 607, 615, 616, 626, 643, 761, 817, 844, 865, 870.
— de la graine, 321.
— de la mégaspore, 847.
— de l'œuf, 772, 881.
— des zoospores, 295.
Geum intermedium, 951.
— rivale, 951.
— urbanum, 951.
Giardia, 1011.
Giemsa (mélange de —), 614.
Giffordia secunda, 704, 746.
Gigantisme, 899, 901, 902.
— cellulaire, 902.
Gigartinales, 837, 838.
Ginkgo, 676, 714, 715, 716, 718, 756, 757, 779, 780, 844, 845, 846.
— biloba, 209, 212, 230, 231, 254, 670, 708, 715, 755.
Ginkgoales, 715, 718.
Gladiator (Canna, variété), 897.
Glaeocapsa, 385.
Glaïeul, 108, 109, 111, 307, 309, 527, 533, 536, 596, 1033.
Glandes, 503, 507.
— excrétrices, 326.
— filières des Lépidoptères, 252.
— pédicellées, 500.
— salivaires des Chironomes, 237.
— sécrétrices, 647.
Glaucoma piriformis, 1010.
— scintillans, 1009.
Glaucophyllines, 512.
Gliode, 414, 417, 423.
Globe (mutant), 911.
Globoïdes, 319, 320, 321, 350, 604, 613, 614, 615, 616, 621, 661.

Globules graisseux, 29, 30, 31, 135, 165, 577, 642, 664.
— d'huile, 703.
— huileux, 321.
— lipoïdiques, 34, 35, 113, 188, 388, 393, 420, 571.
— polaires, 736, 865.
— réfringents, 404.
— rouges de Sperlepes fuscus, 414.
Globulines, 400, 612, 615.
Glossy (mutant), 910, 911.
Glucides, 202, 283, 355, 400, 406, 413, 440, 454, 466, 521, 549, 550, 561, 563, 570, 575, 583, 586, 592, 606, 609, 642, 643, 653, 659, 662.
— (action sur la chlorophyllogenèse, des), 516.
Glucinium, 399.
Glucols, 583, 584.
Glucoholosides, 585.
Glucosamine, 360.
Glucose, 164, 248, 359, 362, 449, 457, 458, 460, 465, 466, 502, 505, 506, 522, 523, 543, 547, 548, 549, 550, 561, 562, 564, 570, 584, 585, 586, 587, 589, 602, 615, 644.
Glucosides, 465, 587.
— β, 463.
Glutamine, 612.
Glutathion, 472.
— et chondriome, 167.
Gluten, 617.
Gluténines, 612.
Glycérides, 373, 403, 404, 405, 634, 642, 643, 644.
— (formation chimique des), 642.
Glycérol, 403, 459, 466, 492, 550, 573, 579, 585, 587, 598, 611, 612, 634, 642, 659.
Glycocolle, 569.
Glycogénase, 653.
Glycogène, 29, 30, 287, 381, 411, 412, 456, 502, 585, 623, 624, 653, 654, 655, 656, 657.
Glycoprotéides, 402.
Gnétales, 719, 720, 758, 779, 786.
Gnetum, 707, 706, 719, 758, 845.
— Gnemon, 719.
— Ula, 709.
Godfrinia ceracea, 867.
— conica, 870.
Gœrtnéracées, 639.
Gomme, 366, 369.
— adragantes, 367.
— arabique, 159.
— résines, 649.
Gonimoblastes, 129, 130, 814.
— diploïdes, 818.
Gonium, 818.
Gonocoque, 484,
Gouttelettes d'essence, 610, 650, 652.
— graisseuses, 164, 650, 663.
— grasses, 651.
— huileuses, 350.
— lipoïdiques, 32, 39, 315, 529, 531, 536, 538.
— oléagineuses, 611.
— de résine, 611.
Gracilaria confervoides, 375, 383.
Graines, 295, 299, 321, 329, 406, 479, 480, 481, 485, 504, 505, 506, 507, 543, 547, 562, 607, 612, 613, 614, 634, 642, 643, 647, 652, 922, 923, 930, 959, 962.
— à l'état de vie ralentie, 321.
— de Cotonnier, 729.
— de Tabac, 295.
— de Composées, 363.
— d'Orchidées.
— de Tropaeolum majus, 332.
— oléagineuses, 641, 643.
— polyploïdes, 894.
Grains acidophiles, 354.
— d'aleurone, 286, 319 321, 350, 393, 394, 456, 507, 613, 614, 615, 616, 617.
— d'amidon, 80, 782.
— — composés, 56, 542.
— — semi-composés, 542, 543, 551.
— — simples, 542.
— de celluline, 68, 626, 627.
— de Claude Bernard, du pancréas, 343, 354.
— de cyanophycine, 354, 662.
— basophiles, 354, 662.
— de fibrosine, 626, 627.
— — fucosane, 132, 310.
— lipoïdes, 106, 396.
— lipoïdiques, 570, 638,
— paracostaux, 276, 277.
— de pollen polyploïdes, 894.
— de réserve, 662.
— rouges, 618.
— de sécrétion, 289, 341, 346, 353, 354, 617.
— de soufre, 188.
— sporogènes, 618.
— de volutine, 618.
— de zymogène, 50, 354, 503, 508.
Graisses, 50, 79, 80, 87, 88, 100, 290, 321, 329, 350, 362, 403, 404, 456, 539, 563, 564, 590, 605, 623, 624, 888, 889, 890, 1030.
— neutres, 350, 400.
— phosphorées, 350, 573.
— de réserve, 353.
Graminées, 376, 377, 504, 507, 548, 562, 614, 617, 639.
— (stigmates de), 177, 220.
Graminoholoside, 586.
Granula, 346.
— d'Arnold, 343.
— d'Altmann, 354.
Granulations basophiles, 515.
— lipidiques, 507.
— lipoïdiques, 50, 68, 71, 73, 78, 114, 115, 144, 145, 146, 150, 155, 160, 287, 350, 351, 352, 353, 386, 390, 392, 395, 396, 397, 405, 419, 420, 421, 572, 573, 574, 575, 628, 635, 642, 643, 647, 651, 655, 656, 1029, 1031, 1032, 1033.
— péroxydasiques, 509.
Granules de chlorophylle, 160.
— lipoïdiques, 144, 530.
Granulobacter butyricum, 658.
Gratiola officinalis, 659.
Gravimétrie, 432.
Greffe, 895.
Grégarines, 889.
Grenouille, 153, 154, 155, 157, 162, 390, 488, 690, 779, 878.
Grevilleana, 868.
Griffithsia, 383.
— Bornetiana, 667, 838.
— Corallina, 667, 838.
Groupement dicétopipérazique, 402.
Guanine, 402.
Gutta-percha, 645.
Gymnadenia, 809.
— conopea, 178.
Gymnoascacées, 730, 731, 768.
Gymnoascus candidus, 731.
Gymnogramme, 182, 263.
Gymnonympha, 1011.
Gymnospermes, 173, 184, 206, 212, 230, 307, 550, 515, 593, 677, 678, 680, 694, 706, 707, 718, 720, 723, 738, 759, 771, 780, 787, 814, 842, 844, 845, 846, 847, 999, 1002.
— fossiles, 1002, 1004.
Gypse, 579.
Gypsophiles, 548.

H

H + (ion), 424.
Hadromal, 361.
Haematococcus, 623.
— pluvialis, 625.
Halidrys, 773.
— siliquosa, 748.
Haliseris, 868.
Halopteris scoparia, 214, 262, 993.

Halosphaera, 368.
Haplobiontiques (Thallophytes), 815.
Haploïde (nombre), 185, 234, 235, 236.
Haplomitose, 191, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 202, 203, 204, 258, 387.
Haplontes, 927, 928.
Haplophase, 814, 816, 825, 828, 830, 831, 832, 839.
Haplospora globosa, 835.
Haricot, 10, 13, 56, 92, 216, 543, 554, 564, 567, 612, 614, 1001, 1021.
— (plantules de), 406.
Harmozones, 975, 976.
Hedge, 915.
Helianthus, 681, 689.
— annuus, 223, 996.
— tuberosus, 509.
Héliozoaires, 250, 251.
Helleborus, 567, 809.
— fœtidus, 87.
Helly (liquide de), 210.
Helminthocladia, 984.
Helminthora, 984.
Helvellinées, 824.
Hématéine, 286, 287, 315, 620, 624, 628, 664.
Hématie, 26.
Hématine, 507, 517.
Hematodinium, 198, 199.
Hematodinium Perezi, 199.
Hématoporphyrine, 511.
Hématoxyline, 90, 272, 313, 610, 655.
— ferrique, 78, 114, 149, 150, 188, 201, 560, 567, 597, 629, 659, 662, 664.
Hemerocallis, 897.
Hémiascales, 732.
Hémicelluloses, 361, 362, 375, 381, 385, 548.
Hémipermeable, 437.
Hémiptères, 883, 884, 886.
Hémi-Urédinales, 762, 830.
Hemitrichia vesparium, 64.
Hémochromogène, 471.
Hémoglobine, 322, 511, 512, 517.
Hémopyrrol, 511.
Hépatiques, 123, 264, 270, 588, 639, 647, 710, 711, 713, 778, 784, 800, 842, 883, 888, 928, 994, 995.
Heracleum, 650.
Hérédité, 1, 2, 247, 891, 972, 974, 975.
— (aspects cytologiques des phénomènes d'), 890.
— mendélienne, 891, 929.
Hespéroside, 588.
Heterococcus, 520.
Hétérochromosomes, 881, 882, 883, 886.
Hétérocontées, 137, 368, 520.
Heterodera, 171, 1019.
Heterodera radicicola, 171, 1019.
Hétérogamie, 698, 699, 700, 705, 721, 724, 725, 727, 728, 744, 745, 747, 748, 749, 752, 753.
— des Acrocontées, 745.
— des Archégoniates, inférieurs, 748.
— des Pleurocontées, 746.
— des Stéphanocontées, 748.
— morphologique, 744,752, 753.
— et fonctionnelle, 752, 753.
— fonctionnelle, 749, 751, 752, 753.
Hétéro-induction, 689.
Hétérophytes - hétérothalliques, 881.
Hétérophytes, 879, 880.
Hétéroploïdes (série chromosomique), 236.
Hétéroprotéides, 402.
Hétérosides, 13, 283, 344, 469, 505, 506, 575, 583, 587, 588, 590, 593, 594, 645, 651, 997.
Heterosiphonia coccinea, 383.
Hétérothalliques, 498, 881, 882, 883.
Hérothallisme, 769.
Hétérotrophisme, 144.
Heterozygosis, 859.
Hétérozygotes, 880, 931, 944, 945, 947.
Hexaphosphate, 468, 614.
Hexaphosphates d'inositol, 320.
Hexaploïdes (espèces), 964, 968, 970. 971.
Hexoses, 242, 359, 457, 458, 466.
Hexosediphosphate, 458.
Hexosemonophosphate, 458.
Hexosides, 585.
Hexylène aldélyde α β, 572, 635.
Hibiscus Syriacus, 308, 309.
Hieracium, 809, 970, 971.
— auricula, 971.
— excellens, 872.
— flagellare, 873.
Hile, 541, 542, 544, 551, 552, 558, 559.
Hippuris vulgaris, 190, 996.
Histochimie, 399.
Histogènes, 996.
(région).
Histoire de la cytologie, 2.
Histologie, 1.
Holoprotéides, 403, 613.
Holosides, 359, 360, 544, 563, 575, 583, 584.
Homme, 793.
Homoinduction, 690.
Homoptères, 355.
Homophytiques, 879, 880, 881.
Homothalliques, 879.
Homozygote, 881, 934, 935, 944, 947.
Hordeum distichum erectum, 230.
— — nutans, 230.
— nudum, 230.
— zeocritum, 230.
Hormones, 688, 689, 975, 1005.
— de division, 688, 689.
— nécrotiques, 877.
— post-traumatiques, 688.
Houblon, 647, 648, 647.
Huiles, 456, 634, 642, 643, 700, 702, 703.
Huiles essentielles, 350, 363, 646.
— grasses, 646.
Humaria anceps, 863.
— granulata, 863.
— rutilans, 221, 233, 663.
Humaria rutilans (mitoses de l'asque), 824.
Humulus japonica, 885.
— lupulus, 885.
Hyacinthus, 210, 220, 896.
— orientalis, 208, 213, 583.
Hyalotheca, 667.
— dessiliens, 772, 817.
Hybridation, 893, 923, 963.
Hybrides, 813, 876, 892, 894, 896, 899, 916, 915, 920, 921, 922, 923, 924, 925, 928, 929, 930, 931, 932, 936, 944, 945, 950, 951, 952, 953, 954, 955, 957, 958, 959, 960, 961, 962, 963, 964, 965, 966, 967, 968, 970, 971, 972, 974.
— interspécifiques (caractères morphologiques et dispositifs chromosomiques), 959.
— laeta, 931.
— velutina, 931.
Hydnangium, 608, 982.
Hydratation, 304.
— (de l'aleurone), 591.
— de la matière vivante, 406.
— des vacuoles, 314, 320, 322, 323, 617.
Hydrate de chloral, 441.
Hydre verte, 355, 621.
Hydrilla, 888.
Hydrocarbures, 644, 645.
Hydrocelluloses, 359.
Hydrocharis, 516.
Hydrodictyon, 161, 274.
Hydrogel, 7, 158, 160, 317, 323, 386, 407, 415, 416, 420, 423.
— chlorophyllien, 158.
— fluide, 412, 414.
— optiquement vide, 161, 274.
Hydrogénation, 164, 469.

Hydrogène, 164, 399, 400, 401, 469, 471, 593.
— moléculaire, 473.
— sulfuré, 627.
Hydroleucites, 284.
Hydrolyse de l'amidon, 440, 543, 548, 563, 564, 565, 643.
Hydrolyse (du glycogène), 659.
— (des héterosides), 589.
— (des protéides), 402, 617.
— (du saccharose), 584.
— (des tannins), 589.
Hydrophilus piceus, 35.
Hydroptéridinées, 375, 714, 715, 843, 995.
Hydroquinone, 151.
Hydrosol, 407, 410, 412, 415, 416, 420.
Hygrophorus constans, 870.
Hylocomium splendens, 124.
Hymenium, 986.
Hyménomycètes, 986.
— hétérothalliques, 828.
— homothalliques, 828.
Hymenophyllum, 208, 209, 210.
— tunbridgense, 177, 207, 217, 218.
Hyperalcalinité, 483.
Hypericum, 972.
Hypermastigines, 1010, 1011, 1015.
Hypernutrition, 250.
Hyperplasie, 1020.
Hypertrophie, 1018, 1020.
— cellulaire, 1016, 1019.
— du noyau, 1022.
Hyphes, 185, 986.
Hyphes ascogènes, 767, 862.
Hyphes connectives, 986.
— à cristalloïdes, 660.
— fondamentales, 986.
— à oxalate, 581.
— vasiformes, 986.
Hypnum fluitans, 124.
Hypocistis, 142.
Hypochnus terrestris, 864, 865.
Hypocotyle, 349, 612.
Hypotonie, 482.
Hypoxanthine, 402.

I

Idiochromatine, 251.
Idiochromidies, 189, 251.
Idiogramme, 974.
Idioplasma, 891.
Idiozome, 276, 740.
Iditol, 584.
Ilex (mutant), 911.
Imbibition, 410, 420, 429, 430, 433, 438, 440, 477, 479.
— du cytoplasme, 284, 324, 327, 397.
— des vacuoles, 324, 334.
Imbibition et désimbibition, 344.
Impatiens Balsamina, 362.
Imprégnation argentique, 52, 315, 334, 336, 337, 346, 514.
Imprégnation osmique, 141, 314, 315, 334, 342, 346, 395.
Inanition, 184, 250, 429.
Inclusions huileuses, 997.
— lipoïdiques, 42.
— protéiques, 668.
— tannoïdiques, 703, 706.
Indicateurs pour pH, 426.
Indicateurs d'oxydo-réduction, 474.
Indican, 600.
Indice lipocytique, 433.
Indigofera, 600.
Indigotine, 600.
Individualité des chromosomes, 137, 216, 806.
Individualité des plastes, 122, 137, 138, 391.
Infection parasitaire, 387.
Inflorescence, 931.
Inframicrobes, 25.
Infusoires, 331, 179, 244, 281, 286, 345, 346, 347, 405, 414, 673, 1009, 1010.
— ciliés, 198, 346, 753.
Initiales (cellules), 996.
Inklusen, 310, 592.
Inositol, 320, 403, 614.
Insectes, 506, 507, 711, 779, 806, 881, 884, 1006.
Insertion des chromosomes, 216.
Instabilité des vacuoles, 285, 327.
Intercinèse, 806.
Interphase, 174, 200, 206, 221, 228.
Intine, 375.
Intussusception, 384.
Inulase, 586.
Inulides, 588.
Inuline, 30, 502, 585, 586.
Invertine, 467.
Inversion physiologique, 496.
Involucre, 928.
Iode, 359, 362, 375, 399, 400, 545, 546, 562, 588, 630, 632, 633, 654, 659.
Ioduques, 629, 630, 631, 632.
Iodures, 545, 576, 577, 631, 633.
— (localisation des), 577.
— d'amidon, 546.
— de bismuth, 604.
— de mercure, 604.
— de platine, 604.
— de potassium, 605, 606.
Ions, 424.
— 179, 444.
— micellaires ou protéiques, 410.
— phosphorique, 578.
Ipomea purpurea, 252, 516.
Iridacées, 548.
Iris, 75, 77, 92, 105, 112, 236, 417, 531, 562, 586, 809, 1023.
— belgica, 572.
— de Florence, 571.
— germanica, 24, 25, 37, 44, 72, 93, 94, 100, 106, 111, 113, 114, 143, 144, 150, 352, 422, 529, 547, 549, 557, 570, 571, 573, 593, 597, 598, 1023, 1024, 1025, 1026, 1027, 1033.
— (bractées), 178.
— (cellules épidermiques), 390.
— (évolution des vacuoles dans une très jeune feuille, 301).
— Japonica, 800.
— pallida, 574.
— paradoxa, 231.
— Pseudacorus, 675, 676, 677.
Irisine, 586.
Irritabilité, 11, 39, 477, 478, 484, 498, 501.
Irritation, 508.
Isocolloïdes, 414.
Isoetes, 680, 991.
Isogames (plantes), 704.
Isogamétanges, 725.
Isogamètes, 696, 700, 725, 730, 830.
Isogamie, 721, 724, 728, 734, 741, 743, 746, 749, 752.
Isolement de la vacuole, 284, 285, 1021, 1024.
Isolichénine, 362.
Isoprène, 644.
Isothyocyanate d'allyle, 505.
Ithyphallus, 381.
— impudicus, 581, 654.

J

Jacinthe, 563, 586.
Jatropha, 576.
Jeunes bractées de Canna, 302.
Jeunes feuilles d'Iris germanica, 302.
Juniperus, 719, 784.
— communis, 784.
— virginiana, 719.

K

K (ion), 444.
Karyoïdes, 136.
Kératine, 381.
Kerngerüst, 175.
Kinetonucleus, 231, 257.
Kinoplasma, 262.
Kleinia, 650.
Klopstockia, 372.
Knautia, 235.
— arvensis, 567.
Kniphofia, 809.
Knop (solution de), 444.
Kolhydratemitose, 201.
Kola, 500, 605.

Koppelung, 922.
Kunkelia nitens, 870.

L

Labiées, 584, 647, 674.
Laboulbenia chaetophora, 862.
— Gyrinidarum, 684, 862.
Laboulbéniales, 223, 260, 731, 768, 862.
Laccol, 468.
Lactarius, 609, 982.
— deliciosus, 609.
— piperatus, 609.
— theiogalus, 609.
— volemus, 380.
Lactose, 248, 550.
Lactuca, 810.
Latifrons (Oenothera), 934.
Laeta (Oenothera), 947.
Laîches, 233.
Lait, 612.
Laitue, 433, 609.
Lamblia, 1012.
— intestinalis, 1012.
— muris, 1012.
Lamelle moyenne, 365, 370. 1021.
Laminaires, 14, 445, 586, 986, 987, 988, 996, 1001.
Laminaria, 576, 577, 836, 993.
— flexicaulis, 577.
Laminariales, 133, 134, 327, 833, 836, 998.
Laminarine, 586.
Lantana alba, 644.
Lapin, 793.
Laque ferrique, 50, 385.
Larix, 209.
— europea, 799.
Larves d'Amphibiens, 286.
Larves diploïdes, 901.
Larves tétraploïdes, 901.
Lastraea pseudo-mas var. cristata apospora, 874.
— var. polydactyla, 863.
Latex, 546, 608, 609, 610, 661, 986.
Lathraea Squamaria, 184.
Lathyrus, 797, 798, 945.
— odoratus, 925, 931.
Laticifères, 21, 22, 170, 171, 559, 560, 578, 605, 609, 610, 611, 648, 652, 986.
Laticifères (structure des), 610.
Lauracées, 653, 679.
Laurencia, 991, 992.
— papillosa, 994.
Laurier-cerise, 506.
Laurus camphora, 645.
Lavande, 648.
Lécithines, 77, 159, 166, 403, 404, 405, 429, 515, 574, 575, 601, 604, 634, 636.
Légumineuses, 226, 307, 495, 543, 564, 584, 590, 600, 611, 612, 614, 1001.
Légumineuses (embryonde). 465.
— Phaséolées tropicales, 894.
Lemanea, 128, 129, 131, 437, 520, 658.
Lemna, 286, 496, 516, 835.
— trisulca, 497.
Lentibulariacées, 184.
Lentille, 611, 612.
Lépidoptères, 273.
Lépidosomes, 740.
Lepiota meleagris, 657, 660.
— procera, 382.
Leptogium serotinum, 862.
Leptotène, 792, 793, 797, 809, 824.
Leptomitacée, 68.
Leptomitus, 68, 626, 628.
Leptonema, 793, 798.
Leptoplana, 739.
Leptopteris superpa, 208.
Lessive de potasse, 360.
Leucaena leucocephala, 480.
Leucanthemum vulgare, 509.
Leucine, 611, 617.
Leucites, 6, 7, 51.
Leucocytes, 226, 493.
— du sang de Triton, 228.
Leucodérivé, 249, 294.
Leucoleucites, 51.
Leucophylle, 514.
Leucoplastes, 51, 54, 56, 60, 80, 82, 83, 84, 87, 88, 89, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 100, 101, 102, 103, 109, 113, 114, 116, 118, 128, 137, 141, 143, 144, 145, 148, 149, 150, 152, 154, 155, 162, 165, 166, 390, 391, 510, 514, 527, 531, 535, 538, 539, 548, 549, 550, 553, 556, 558, 559, 561, 564, 565, 567, 568, 569, 571, 572, 574, 575, 1021, 1033.
— (altérations des), 148.
— (fragmentation des), 147.
Leucoplastides, 51.
Leucosomes, 567.
Leucosine, 659, 1012.
Leucostigma, 138.
Lévosine, 586.
Levures, 13, 14, 16, 17, 24, 34, 63, 170, 180, 186, 193, 195, 286, 290, 294, 295, 296, 315, 327, 328, 338, 339, 355, 381, 417, 418, 458, 459, 471, 473, 485, 486, 490, 617, 618, 621, 622, 623, 624, 641, 653, 654, 664, 670, 684, 686, 690, 734, 735, 741, 744, 752, 753, 820, 822, 826, 827, 858, 869, 1029, 1030.
— (de bière), 451, 466.
— (bourgeonnement des), 329, 673.
Levures diplobiontiques, 827.
— rouges, 362, 381.
Liagora, 377.
Liagora tetrasporifera, 818.
Liber, 63, 588.
Libocedrus, 719, 784.
Lichens, 381, 435, 576, 862, 865.
Lichénine, 362, 381.
Liège, 370, 688.
Lignée germinale, 1006.
Lignes astériennes, 269.
Lignification, 369, 1004, 1021.
Lignine, 361, 369, 370, 382, 593, 1006.
Lignine gommeuse, 370.
Ligule, 122.
Liliacées, 231, 237, 546, 581, 805, 855.
Liliostérol, 601, 602.
Lilium, 603, 790, 808, 809, 810, 848, 854.
— candidum, 75, 83, 84, 86, 95, 159, 203, 568, 800.
— croceum, 84, 373, 533, 535.
— longiflorum, 789.
— Martagon, 259, 786, 789, 802, 805.
— philadelphicum, 789, 810.
— Pomponium, 109, 527, 531, 533.
— speciosum, 795, 796.
Limace, 790.
Limbe, 599.
Limodorum, 141, 142.
Limonène, 644.
Limosphère, 711.
Linalol, 645.
Linéol, 645.
Linine, 237.
Linkage, 922.
Lipase, 466, 640.
Lipides, 242, 361, 397, 400, 404, 405, 415, 429, 440, 448, 456, 502, 506, 517, 550, 570, 573, 599, 634, 635, 641, 643, 651, 664.
— (réactions des), 636.
— complexes, 405.
Lipides masqués, 404.
— ternaires, 403.
Lipochromes, 132, 525, 609, 663.
Lipogenèse, 642.
Lipoïdes, 7, 50, 77, 79, 104, 141, 203, 341, 575, 598, 601, 1033.
Lipophanérose, 115, 352, 405, 575, 636, 1020, 1033.
Lipoprotéides, 79, 400.
Liquéfaction, 375.
— (de l'amidon), 547.
Liqueur de Fehling, 242.
Liquide de Benda, 206, 207, 209.
— de Flemming, 207, 641.

Liquide de Meves, 66, 68, 651.
— de Perenyi, 188, 201, 240.
— de Regaud, 598, 638.
— de Ringer, 101, 143, 144, 417.
— de Ringer-Locke, 483.
— intermicellaire, 414.
— spermatique, 739.
Liriodendron, 682.
Lis, 101, 163, 563.
— blanc, 203, 558, 601, 602.
— Martagon, 603.
Listera ovata.
Lithium, 399, 442.
Lithophyllum, 377.
Lithospermum, 377.
Lithothamnion, 377.
Lobaria pulmonacea, 862.
Localisation catalytique, 468.
Localisation des essences, 647.
Loi-s de Mendel, 920.
— de la sexualisation cytoplasmique, 899.
— de Weber-Fechner, 492.
Loxodes rostrum, 50.
Luciférine, 490.
Luciférase, 490.
Luffa, 514.
Lumière (Action sur la chlorophyllogenèse), 515.
— (action sur la division cellulaire), 690.
— (action sur les mitoses), 691.
Lumière polarisée, 364, 380, 541, 585, 603.
Lunularia, 639, 640.
— cruciata, 125, 713.
Lupin, 429, 516, 611, 612, 614.
— (Albumen de), 173.
Lupinus, 151.
— albus, 580.
— luteus, 579.
Lupuline, 648.
Lycium barbarum, 528, 529.
Lycopène, 525, 526, 527, 528, 535, 538.
Lycopinoïdes, 525.
Lycopodes, 122, 136.
Lycopodiales, 120, 709, 710.
Lycopodium, 709, 843, 995
Lycoris, 897.
— radiata, 171.
Lygaeus, 884, 888.
— turcicus, 883.
Lymphocytes, 240.
Lysigène, 648.

M

Macrocystis, 987.
Macle, 581, 582.
Macrogamète, 696, 697, 698, 699, 700, 707, 747, 833.
Macronucleus, 181, 554.
Macrospores, 799.
Macrozoospores, 699.
Mactra, 865.
Madotheca platyphylla, 588.
Magnésium, 401, 402, 408, 511.
Magnoliacées, 378.
Magnolia, 679, 681.
Maïs, 171, 406, 507, 786.
Malates, 491, 580, 604, 609.
Malophosphates, 609.
Malophosphates de chaux, 578, 580.
Maltose, 248, 464, 465, 562, 563, 583, 653.
Malvacées, 374, 636.
Mammifères, 165.
Manganèse, 399, 400.
Manifestations calorifiques, 488, 490.
— électriques, 488.
— énergétiques de la cellule, 477, 488.
Manifestations lumineuses, 488, 490.
— motrices, 489, 490.
Mannitol, 550, 584.
Manno-galactane, 362.
Mannose, 362, 585, 587.
Mannoholosides, 585.
Marattia, 578.
Marchantia, 3, 263, 709, 842.
Marattiacées, 208, 578.
Marchantia polymorpha, 710, 711.
Marchantiales, 842.
Marsilia, 182, 263, 264, 270, 271, 374, 877.
Marsilia Drumondii, 872.
— quadrifolia, 211, 714.
Masse plasmodiale, 374.
Mastigodesmose, 278.
Mastigosome, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 712, 713, 715, 716, 717, 718, 772, 776, 790, 979, 1009, 1011.
Mastzellen, 621.
Matthiola, 246, 809.
Matières de réserve, 381.
— synthèse des), 456.
Matières grasses, 370, 372.
— lipoïdiques, 403.
— minérales des parois, 382, 406.
— pectiques, 367.
— protéiques, 101, 366, 401.
— résineuses, 381.
— tanoïdiques, 378.
— vivante, 417, 462.
Matricaria, 809, 813.
Matrix, 237, 238.
Matrocline (plante), 970.
Maturation, 970.
— (du fruit), 308, 531.
— (de la graine), 319, 321, 324.
Maxillaria picta, 636.
— triangularis, 566.
Méats, 366.
— intracellulaires, 370.
Mécanisme de la coloration vitale des vacuoles, 290.
— de la mitose, 225, 268.
— mis en jeu dans le métabolisme cellulaire, 462.
Mécanisme osmotique, 501.
Medicago, 235.
— arborea, 236.
— falcata, 236.
— lupulina, 235.
— minima, 235.
— sativa, 236.
Mégaspores, 680, 682, 685, 843, 844, 846, 847, 849, 852, 853, 855.
Méiose, 680, 736, 738, 754, 790, 791, 798, 807, 809, 815, 818, 819, 824, 825, 828, 831, 832, 835, 838, 839, 840, 850, 852, 853, 854, 855, 865, 866, 872, 878, 880, 881, 882, 883, 884, 894, 900, 925, 928, 948, 950, 951, 956, 958, 961, 964, 966, 968, 975.
— homéotypique, 970.
Melandrium album, 885.
Melampyrum arvense, 184.
— pratense, 184.
Mélanges chromosomiques, 78.
Mélange de Biondi-Heidenhain, 243.
— — Giemsa, 614.
Métaxine, 158.
Melilotus, 681.
— alba, 682.
Melitensis, 26.
Melosira varians, 840.
Membrane 27, 364, 374, 382, 443, 444, 456, 592, 593, 608, 652, 664, 718, 719, 761, 776, 780, 783.
— cellulaire, 434, 435, 436, 437, 438, 582.
— cellulosique, 30, 31, 69, 385, 441, 489, 649, 749, 1024.
— hémiperméable, 440.
— lignifiée, 583.
— du noyau, 174, 212, 217.
— nucléaire, 204, 206, 221, 250, 260, 278, 279, 800.
— ondulante, 275, 277, 280, 490, 1013.
— périvacuolaire, 284.
— semi-perméable, 283.
— squelettique, 978.
— subérifiée, 362, 592.
— synaptique, 383, 1000.
— vacuolaire, 285.
Mendélisme, 927, 949.
Menthes, 645.
Menthol, 645.

Menthone, 645.
Mercure, 43, 589.
Mercuriale, 173, 234.
Mercurialis annua, 234.
— perennis, 171, 1022.
Méristème, 53, 54, 57, 58, 90, 92, 96, 101, 102, 104, 120, 122, 128, 133, 151, 152, 365, 389, 396, 425, 585, 606, 689, 987, 992, 996, 997, 1007, 1029.
— (de racine, tige, et ébauches foliaires), 301.
— (de la racine), 234.
— (de la racine d'Allium Cepa), 335.
— de la racine d'Orge, 317.
— des plantules, 319.
— terminal, 997.
Mérogonie, 960.
Mérotomie, 244, 245.
Mesekret, 573, 635.
Mésocarpe, 108, 110, 307, 527, 528, 743.
Mésomitose, 257, 259, 262, 279.
— dans l'asque de Pustularia vesiculosa, 261.
Mésophylle, 105, 106, 109, 184, 185, 519, 257, 570, 590, 635.
Mesotaenium, 593.
Mespilus germanica, 310.
Métachromasie, 286, 318, 619, 620, 622.
Métachromatine, 80, 118, 201, 288, 292, 307, 311, 315, 318, 329, 339, 341, 508, 615, 617, 618, 621, 622, 623, 624, 625, 629, 735.
— (caractères histochimiques de la), 319.
— (constitution chimique de la), 319.
Métachromatinosomes, 617.
Métabolisme, 6, 167, 283, 310, 392, 397, 433, 446, 447, 452, 453, 455, 458, 459, 460, 466, 468, 473, 481, 488, 502, 503, 630, 800, 881, 889, 1023.
— cellulaire, 446.
— — et réalisation des équilibres dynamiques, 446.
— (mécanisme mis en jeu dans le), 462.
— intermédiaire, 457, 460, 466, 473.
Métabolites, 454, 457, 469.
Métacellulose, 379.
Métalloïdes, 407.
Métamitose, 257, 263.
Métaphase, 199, 212, 213, 216, 217, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 226, 231, 238, 239, 259, 260, 277, 387, 667, 714, 715, 774, 783, 785, 800, 802, 803, 824, 886, 894, 903, 940, 941, 943, 945, 950, 968, 1005.
Métaphase hétérotypique, 856, 885, 949, 950, 952.
Métaplasme, 30, 59, 60.
Métasynapsis, 810, 811, 812, 813.
Métasyndèse, 811.
Métaux alcalins, 612.
Métaxylème, 1003.
Métazoaires, 16, 45, 251, 257, 263, 275, 282, 348, 114.
Méthode-s de Alvarado, 151.
— argentiques, 338.
— argentiques et osmiques, 340.
— de Benda, 78, 349.
— de Bensley, 335, 336, 338.
— de da Fano, 337, 339, 340.
— de Dietrich, 141, 350, 636, 638, 662.
— d'écrasement, 425.
— de Golgi, 52, 151.
— histochimique, 399.
— d'imprégnation argentique, 149.
— d'imprégnation argentique de Rio-Hortega, 79.
— d'imprégnation osmique, 338, 347, 395.
— des indicateurs, 426.
— de Kolatcheff, 342.
— de Meves, 78, 315, 321, 329, 351, 353, 610, 650.
— microcolorimétrique, 888.
— mitochondriales, 27, 56, 83, 101, 151, 320, 548, 554, 583, 650.
— de Pensa, 151.
— potentiométrique, 425, 426.
— de Regaud, 15, 56, 57, 64, 65, 67, 70, 78, 82, 84, 86, 90, 91, 93, 94, 96, 103, 111, 116, 117, 118, 126, 132, 150, 153, 154, 155, 157, 252, 312, 313, 314, 315, 321, 335, 352, 390, 552, 555, 556, 557, 559, 568, 589, 595, 610, 636, 637, 638, 658.
— de Rio Hortega, 79.
— sérologique, 15.
— synthétique, 400.
— de Unverdorben-Franchimont, 646.
Méthylglyoxal, 460.
Metzgeria, 994.
Micelles, 160, 284, 384, 406, 408, 409, 410, 412, 420, 517.
Micrasterias, 668.
Microcarpic (mutant), 911.
Microcoleus chtonoplastes, 202.
Microcycas, 716.
— calocoma, 271, 715.
Microdissection, 37, 174, 213, 228, 114, 425.
Microdissecteur, 35, 269, 427.
Microélectrodes, 424.
Microgamétanges, 697, 698, 701.
Microgamètes, 696, 697, 698, 699, 700, 701, 707, 709, 170, 740, 748, 833.
— des Conifères, Gnétales et Angiospermes, 718.
Microinjection, 249, 425, 427, 889.
— des vacuoles, 345.
Microincinération, 263, 362.
Micropyle, 494, 870.
Microscope, 416, 417.
— à fluorescence de Zeiss, 151.
— à fond noir, 183.
— polarisant, 364.
Microsomes, 73, 308, 350, 396, 397, 415, 417, 635.
Microspectre, 494.
Microspora, 328.
Microspores, 680, 681, 685, 735, 756, 841, 843, 844.
Microsporogenèse, 680, 681, 682, 887.
Microthamnion Küntzingianum, 983.
Microzoospores, 699.
Micro-Urédinales, 762, 830.
Milieu de dispersion, 412.
— de suspension, 415.
— intermicellaire, 420.
Mimosa, 501.
— pudica, 308, 500.
— Spegazzinii, 500.
— velosiana, 500.
Mimosées, 307, 500.
Mirabilis Jalapa, 920, 958.
— tubiflora, 958.
Mitochondries, 49, 55, 56, 63, 65, 71, 72, 75, 76, 81, 85, 86, 88, 95, 102, 103, 109, 110, 117, 124, 132, 133, 134, 142, 144, 154, 155, 157, 350, 388, 390, 391, 420, 468, 560, 571, 650, 705, 706, 707, 709, 710, 712, 715, 739.
Mitoses, 66, 68, 69, 70, 85, 133, 189, 190, 195, 200, 204, 206, 207, 212, 213, 215, 217, 218, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 228, 231, 246, 256, 258, 260, 270, 273, 281, 357, 387, 397, 571, 668, 671, 675, 676, 677, 684, 689, 690, 691, 714, 715, 721, 729, 737, 762, 770, 781, 782, 783, 784, 814, 817, 820, 821, 828, 840, 841, 848, 849, 851, 852, 853, 855, 864, 894, 952, 953, 954, 955, 957, 956, 1029.
— (dans les végétaux supérieurs), 204.
— bipolaire, 800.

Mitoses conjuguée, 864.
— dégénérative, 1029.
— hétérotypique, 195, 221, 670, 680, 736, 737, 751, 791, 800, 804, 818, 824, 825, 826, 827, 849, 859, 894, 950.
— homéotypique, 680, 681, 682, 737, 807, 816, 818, 827, 850, 854, 855, 883, 894, 955.
— méiotiques, 789, 837.
— parfaites, 204.
— réductrices, 85, 120, 203, 790, 801, 806, 808, 821, 859, 873, 903, 935.
— somatiques, 795, 806, 925.
— spermatogènes, 263,264, 270, 273, 278, 714.
— tétradiploïdes, 234.
— typique, 222, 800, 824,
— vraie, 191, 203, 204, 387.
— vraie des Champignons et des Algues, 221.
Mnium cuspidatum, 123, 588.
— hornum, 895.
— punctatum, 124.
— spinosum, 124, 712.
Mobilisation de l'hydrogène, 473.
— de l'oxygène, 470, 472.
Mode de formation cytologique des essences, 649.
Moelle, 234, 584, 586, 587, 590, 605, 995.
Moelle de Bœuf, 175.
Moisissures, 415.
Molécules, 401, 408.
Molécules protéiques, 401, 412.
Mollusques, 806.
Molybdate d'ammoniaque, 578,
Molybdène, 399.
Monas, 278, 328.
Monascus purpureus, 731.
Monères, 186.
Monoalools terpéniques,645.
Monoblépharidacées, 722, 868.
— (gamètes des), 722.
Monoblepharis,722,725,722.
Monocotylédones, 24, 75, 92, 100, 109, 114, 180, 182, 184, 417, 548, 570, 581, 586, 597, 636, 639, 679, 680, 848, 853, 854, 996, 1001, 1033.
Monohybrides, 930, 944.
Monophénol, 646.
Monospermie, 778, 779.
Monotropa, 142, 593, 674.
— Hypopitys, 307, 786.
Moracées, 376, 378, 576.
Morelle, 895, 900.
— noire, 895.
Morphine, 604.
Morphogenèse, 919, 973.
Mort des cellules, 284, 294, 1032.
Mortierella reticulata, 304.
Morus, 810.
Motilité des chloroplastes, 161.
— des noyaux, 185.
— du cytoplasme, 489.
Moucherons, 506.
Mougeotia, 497, 498, 735, 744, 867.
— elegantula, 743.
— depressa, 743.
— laetevirens, 134.
— scalaris, 136.
Mousses, 124, 245, 264, 433, 435, 481, 491, 492, 515, 576, 641, 710, 711, 712, 713, 756, 813, 814, 883, 895, 900, 928.
Mousse de platine, 467.
Mouvement-s, 1001.
— amiboïdes, 325, 489, 490, 757.
— amiboïdes des chloroplastes, 161, 183.
— amiboïdes des spermatozoïdes, 717.
— browniens, 144, 286, 288, 290, 299, 300, 301, 303, 304, 315, 323, 394, 410, 412, 413, 416, 417, 530, 596, 597, 619, 1027, 1032.
— des chondriosomes, 74.
— chromosomiques, 225.
— du cytoplasme, 324, 485, 1031.
— flagellaire, 982.
— de rotation des flagelles, 489.
— ondulatoire des chromosomes, 228.
— ondulatoire de la vacuole, 328, 1024.
— des phéoplastes, 163.
— externes du cytoplasme, 489.
— foliaires et floraux, 500.
— internes du cytoplasme, 489.
— propres des chloroplastes, 161, 497, 498.
— des spermatozoïdes, 716, 717.
— propres des chromosomes, 228.
Mucilage, 164, 246, 309, 344, 366, 367, 381, 582, 697, 720, 743, 748, 180, 989.
— callosique, 683.
Mucine, 622.
Mucor, 728, 749.
Mucor erectus, 868.
— fragilis, 760, 728.
— hiemalis, 889.
— mucedo, 382, 821.
— tenuis, 868.
Mucorinées, 36, 65, 221, 256, 295, 379, 380, 381, 415, 498, 653, 660, 673, 724, 725, 728, 729, 730, 731, 732, 741, 744, 751, 759, 760, 820, 821, 868, 879, 889, 1016.
— (fécondation des), 744.
Multiplication des cellules, 666.
Musa, 171, 810.
— sinensis, 661.
Musacées, 171.
Muscari, 229, 231.
Muscinées, 489, 709, 712, 715, 774.
Muscle, 429, 612.
Mutants, 893, 897, 908, 930, 933.
— autotétraploïdes, 900.
— Buckling, 906, 907, 908.
— Cocklebur, 906, 907, 908.
— chromosomiques, 893.
— Dwarf, 916.
— Echinus, 906, 907, 908.
— Elongate, 906, 907, 908.
— Globe, 906, 907, 908.
— Glossy, 906, 907, 908.
— haploïdes, 246, 871, 877, 878.
— Hyperglobe, 908.
— Ilex, 906, 907.
— Maple, 910, 943.
— Microcarpic, 906, 907, 908.
— Mutilated, 910, 911, 915.
— Nubblin, 917.
— Poinsettia, 906, 907.
— Polycarpic, 916.
— polyploïdes, 893, 917.
— — (caractères des), 895.
— — (origine des), 894.
— polysomiques, 893, 903, 904.
— polysomiques (origine des), 903.
— primaires, 905, 909, 910, 911, 913, 918.
— Reduced, 906, 907, 908, 911.
— Rolled, 906, 907, 908, 910, 913, 914, 915.
— secondaires, 905, 909, 911, 918.
— tertiaires, 906, 914, 915, 916, 917.
— tétraploïdes, 894, 895, 899, 900, 901.
— tétrasomiques, 909.
— triploïdes, 895, 896, 897, 898, 903.
— trisomiques, 905, 909, 917.
Mutation de bourgeon, 964.
Mutinus caninus, 581.
Mycélium, 22, 173, 303, 657, 660, 661, 732, 733, 762, 764, 765, 766, 768, 769, 825, 828, 981.
Mycélium ascogène, 725, 823.
— binucléé, 825, 830.
— diploïde, 830.
— haploïde, 830.
— primaire, 729, 734, 827, 829.

Mycélium secondaire, 744, 827.
— secondaire binucléé, 829.
— uninucléé, 830.
Mycena, 608, 985.
Mycine, 381.
Mycorhizes, 355.
Mycosine, 379.
Mycélium, 405.
Myosotis, 596.
Myricaria, 220, 809.
— germanica, 855, 856.
Myriophyllum proserpinacoides, 190.
Myrosine, 505, 507, 508.
Myrtacées, 648.
Myxamibes, 22, 23, 345, 499, 832, 1017.
Myxochromosome, 810.
Myxogastres, 832.
Myxomycètes, 22, 33, 35, 37, 38, 39, 63, 256, 278, 296, 345, 347, 379, 435, 497, 498, 653, 832, 832, 977, 1016, 1017.
Myxomycètes (plasmodes des), 22, 32, 33, 34, 35, 64, 358, 489, 497, 977, 1016.

N

Na (ion), 444.
Na Cl, 429, 1025.
Nadsonia, 753.
— fulvescens, 734.
Naissance *de novo* des vacuoles, 329.
Najas major, 798.
— marina, 232.
Narcéine, 548.
Narcissus, 151, 897.
Narcotine, 604.
Navet, 433.
Naphtol, 249.
Nature chimique des colloïdes vacuolaires, 318.
Navicula, 135.
Nebenkern, 251, 706, 711.
Nébuleuses non résolubles, 412, 414.
— résolubles, 412.
Nécessité des ions Na, Ca et K, 460.
Nécrobiose, 1004, 1032.
Nelumbo, 682.
Némaliacées, 128, 131, 817, 818, 819, 838.
Nemalion, 818, 984.
— multifidum, 817.
Nemoderma tingitoma, 704, 747.
Néoformation des vacuoles, 329, 333.
Neomeris, 839.
Nephrodium, 263, 270.
— molle, 777, 874.
Nereocystis, 988.
Nerium, 576.
Nervures, 917, 994, 995.
Netrium, 668.
Neutralité chimique, 410.
Nicotiana, 681, 682, 954.
— Bigelovii, 958.
— digluta, 958, 963, 964.
— glutinosa, 963, 964.
— paniculata, 953.
— rustica, 952, 952.
— silvestris, 952, 953.
— suaveolens, 957.
— Tabacum, 246, 894, 925, 952, 953, 963.
Nicotine, 604, 605, 606, 608.
Nidularia pisiformis (évolution nucléaire dans la baside), 827.
Nigella damascena, 788.
Nitella clavata, 425.
Nitophyllum punctatum, 680, 838.
Nitrates, 441, 456, 578, 579, 615.
Nitrate d'argent, 151, 325, 576.
— de calcium, 578.
— de potassium, 283, 492, 578, 579.
Nitrites, 570, 587, 616.
Nitzchia, 264, 667, 737, 841.
— subtilis, 737, 750, 751.
Nodosités des Légumineuses, 355, 356.
Noir de platine, 470.
Noir naphtol, 359.
Noisetier, 612.
Noix, 642.
Nolana, 673.
Nombre de nucléoles, 185.
Nomenclature des constituants morphologiques de la cellule, 29.
Non-disjonction, 903, 904.
Nostoc, 663.
— verrucosum, 202.
Nostocacées, 354, 662.
Notion de l'énergide, 18.
— de vacuome, 310.
Noyaux, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 27, 46, 47, 57, 62, 64, 65, 66, 67, 68, 70, 73, 74, 75, 78, 89, 120, 124, 126, 133, 135, 136, 139, 155, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 177, 179, 180, 183, 184, 185, 186, 188, 189, 190, 191, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 207, 212, 221, 222, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 247, 248, 249, 250, 251, 252, 254, 257, 258, 259, 260, 262, 263, 264, 265, 268, 269, 272, 278, 281, 283, 287, 304, 306, 308, 312, 318, 348, 386, 387, 388, 392, 393, 395, 397, 399, 402, 415, 416, 417, 420, 422, 423, 487, 495, 497, 507, 508, 528, 576, 601, 609, 610, 616, 617, 618, 621, 623, 628, 641, 652, 654, 655, 656, 658, 659, 660, 662, 668, 670, 671, 673, 674, 677, 678, 679, 680, 683, 686, 691, 695, 700, 701, 703, 705, 706, 707, 708, 709, 710, 711, 712, 713, 714, 715, 716, 717, 718, 721, 722, 723, 724, 725, 726, 727, 728, 729, 730, 732, 733, 735, 736, 737, 748, 750, 758, 759, 760, 761, 762, 763, 764, 765, 766, 767, 768, 769, 770, 771, 772, 773, 774, 775, 776, 777, 778, 779, 780, 781, 782, 783, 784, 785, 786, 787, 788, 789, 790, 791, 792, 795, 797, 799, 800, 806, 815, 817, 818, 819, 820, 821, 822, 825, 826, 827, 828, 829, 832, 837, 838, 839, 840, 841, 844, 846, 848, 849, 850, 851, 852, 853, 854, 855, 855, 857, 862, 863, 865, 870, 871, 872, 876, 878, 879, 881, 882, 884, 887, 888, 890, 891, 894, 895, 898, 900, 903, 905, 919, 928, 936, 937, 946, 951, 955, 956, 957, 958, 959, 962, 977, 1000, 1001, 1005, 1010, 1011, 1013, 1014, 1015, 1022, 1023, 1027, 1029, 1030, 19032,
— (action des fixateurs sur le), 178.
— (action des vapeurs de chloroforme sur le), 176.
— (des facteurs physico-chimiques externes sur le), 179.
— (caractères physiques du), 174.
— (consistance du), 173.
— (dimensions du), 171.
— (division du), 168.
— (membrane du), 217.
— (nombre et formes des), 249.
— (observation *in vivo* du), 180.
— (structure granuleuse du), 178.
— (structure réticulée du), 178.
— (types morphologiques les plus courants du), 170.
— (volume du), 173.
— à prochromosomes, 180 206.
— au repos, 158, 208.
— avec réticule périphérique, 175.
— (de la cellule-mère des spores), 870.
— diffus, 188, 189.
— diploïdes, 246, 790, 818 850, 858, 927.
— et processus d'oxydation, 249.
— des Bactéries, 186.

Noyaux d'une galle, 173.
— géants, 190.
— haploïdes, 246, 736, 754, 755, 820, 851, 855, 858.
— homogènes, 180.
— hyper- ou hypochromatiques, 1029.
— (hypertrophies des), 1023.
— polaires, 786.
— pyronique, 593.
— pyrrolique, 515.
— quiescent, 177, 179, 180, 1926, 204, 206, 212, 216, 883,
— reconstitués, 217.
— du sac embryonnaire, 850.
— sexuels, 728, 729, 730, 732, 736.
— tétrapyrrolique, 511.
— trisomiques, 900.
— vivants, 177.
Noyer, 594, 596, 599, 612, 647, 650.
— (huile de), 634.
Nucelle, 82, 83, 670, 758, 846, 848, 849, 850, 873.
Nucléase, 621.
Nucléines, 241, 402, 625.
Nucléochylema, 174.
Nucléole, 4, 9, 135, 174, 176, 179, 180, 181, 182, 183, 184, 189, 200, 204, 206, 207, 222, 223, 224, 225, 226, 231, 252, 387, 617, 636, 710, 711, 720, 761, 775, 797, 799, 818.
— (comportement au cours de la mitose du), 222, 224.
— (forme du), 182.
— (nombre des), 183.
— (signification fonctionnelle des), 183.
Nucléole-caryosome, 200, 279.
Nucléoles vrais, 182.
Nucléoline, 243.
Nucléoplasme, 9, 30, 31, 177.
Nucléoprotéides, 402, 411, 414, 420, 622.
Nutrition, 10, 184.

O

Observation vitale des chondriosomes, 79.
Ochromonas, 278.
Ochna, 878.
— serrulata, 873.
Octoploïdes (espèces), 967, 968, 971, 972.
Oedogoniales, 265, 702.
Oedogonium, 135, 136, 245, 274, 328, 494, 669, 748, 868, 1011, 1012.
Oenanthe Phellandrium, 319.
Oenothera, 797, 799, 805, 806, 892, 877, 895, 930, 948.
— (comportement des chromosomes et phénomènes génétiques), 929, 930.
— acuens, 932, 933.
— albida, 905.
— biennis, 800, 930, 931, 932, 933, 937, 940, 941, 942, 943, 944, 945.
— biennis sulfurea, 941.
Oenothera blandina, 936, 939.
— cruciata, 930, 931, 932.
— decipiens, 947.
— deserens, 933, 934, 936, 940, 944, 947.
— flavens, 973.
— flavens-stringens, 946.
— franciscana, 930, 933, 936, 937, 940, 944.
— franciscana sulfurea, 797, 806, 937, 939, 940, 941.
— gigas, 800, 899, 905.
— grandiflora, 932, 933, 935, 936, 939, 944, 946.
— hamata, 905.
— Hookeri, 930, 931, 933, 939, 940, 944, 946, 974.
— Lamarckiana, 897, 898, 899, 905, 918, 930, 931, 932, 933, 934, 935, 936, 940, 941, 946, 947, 974.
— lata, 905, 930, 935.
— latifrons, 944.
— liquida, 905.
— muricata, 930, 932, 936, 939, 940, 943, 948, 973.
— nitens, 905.
— nanella, 933.
— oblonga, 905.
— pulla, 905.
— problandina, 934.
— rubens, 973.
— rubricalyx, 934, 936, 939, 940, 944.
— rubridivaricata, 973.
— rubrinervis, 933, 934, 935, 936, 939, 947.
— scintillans, 905.
— semi-gigas, 897.
— stenomeres, 899.
— strigosa, 930, 931, 932, 933, 939, 946, 973.
— suaveolens, 930, 931.
— subvelans, 947.
— sulfurea, 938.
— velutina, 930.
Oenothères, 891, 900, 935, 944, 945, 949, 968, 972.
Œuf, 16, 57, 82, 85, 117, 122, 124, 130, 134, 135, 136, 143, 355, 495, 496, 592, 674, 677, 679, 727, 736, 738, 743, 744, 748, 750, 759, 760, 761, 762, 763, 766, 768, 771, 772, 773, 774, 776, 779, 784, 789, 814, 815, 816, 817, 820, 821, 823, 825, 829, 830, 834, 836, 840, 841, 842, 859, 871, 878, 881, 891, 894, 896, 899, 903, 921, 927, 961, 977, 1006, 1007.
Œuf accessoire, 674.
— diploïde, 897.
— tétraploïde, 896.
OH (ion), 424.
Oïdies, 647, 655.
Oidium lactis, 22, 292, 295, 304, 330, 485, 509.
Oignon, 365, 584, 689.
— (méristème de la racine).
— (racine d'), 269.
Oiseaux, 779.
Oléacées, 584.
Oléoplastes, 115, 571, 636.
Oléorésines, 610, 646, 647, 648, 650.
Ombellifères, 576, 584, 614.
Ommatidies, 902.
Onagres semi-hétérogames, 931.
Onglet, 112.
Onoclea, 270, 714.
— sensibilis, 779.
Ooapogamie, 866.
Oodinium, 198.
Oogone, 126, 127, 132, 262, 700, 704, 725, 726, 727, 730, 748, 760, 837.
Ooplasma, 727, 728, 760.
Oosphère, 85, 114, 116, 117, 123, 124, 125, 126, 127, 129, 130, 131, 132, 173, 246, 350, 698, 700, 701, 702, 704, 705, 706, 707, 708, 709, 718, 719, 720, 722, 723, 724, 725, 726, 747, 748, 758, 759, 773, 774, 775, 776, 777, 778, 779, 780, 781, 782, 786, 787, 788, 834, 846, 850, 853, 854, 866, 867, 871, 872, 875, 876, 877, 884, 895, 903, 932, 960, 961, 972, 980, 1005.
— diploïde, 665, 873.
— haploïdes, 866.
Ontogenèse, 1005.
Opalescence du noyau, 178.
Ophiocytium, 520.
Ophidomonas, 628.
Ophioglossées, 377.
Ophioglossum reticulatum, 680.
— vulgatum, 210.
Opsi-Urédinales, 830.
Or, 401.
Orchidacées, 3, 141, 355, 576, 582, 855, 856, 858, 1022.
Orchis Sambucina, 854.
Orcine, 506.
Organes d'excrétion, 652.
— moteurs, 500, 501.
Orge, 55, 102, 300, 504, 507, 565, 612.
Origine de la vie, 10.
— des vacuoles, 329.
Orme, 611.
Ornithogales, 548.
Ornithogalum, 229.
— scilloides, 636.

Orobanche, 142.
Orseilline, 361.
Orthochromatisme, 522.
Orthogenèse, 695, 815.
Orthoploïde (série chromosomique), 238, 965.
Orties, 380, 580.
— (feuilles d'), 511.
Oscillaires, 485.
Oscillatoria, 663.
— ornata, 201.
Oseille, 203.
— de mer, 580.
Oses, 83, 344, 575, 583, 584.
Osides, 583.
Osmium, 43, 341, 342.
Osmose, 407.
Osmotines, 311.
Osmunda, 220, 808, 809, 810.
— cinnamomea, 208.
— regalis, 208, 792.
Osmundacées, 375.
Ostiole, 373.
Otidea leporina, 654.
Oursins, 240, 495, 779, 877, 961.
Ovaire, 52, 82.
Ovalbumine, 320.
Ovogenèse, 789, 882, 925.
Ovule, 707, 789, 844, 846, 877, 881, 889, 925, 959, 960.
Oxalates, 580, 583.
— acide de potassium, 310.
— d'ammoniaque, 360.
— de calcium, 283, 288, 319, 363, 376, 378, 579, 580, 582, 583.
Oxalis, 307, 580.
Oxamate, 569.
Oxhydriles phénoliques, 593.
Oxychlorure de ruthénium, 359.
Oxychromatine, 251.
Oxydases, 166, 167, 399, 469.
— (Localisation des), 509.
Oxydations, 10, 167, 246, 249, 446, 447, 449, 450, 452, 453, 455, 462, 468, 469, 473, 509, 510, 526, 572, 592, 595, 606.
— de H^2S, 454.
— de l'hydrogène, 470.
— et action diastasique, 469.
— par déshydrogénation, 471.
— par le ferment respiratoire, 470.
— et réductions, 469.
— (mécanisme des), 469.
— respiratoires, 345.
Oxyde de carotène, 526.
— de carbone, 471.
— de fer, 523.
Oxydo-réductions, 345, 595,
Oxygène, 167, 355, 400, 401, 449, 493, 494, 521, 523, 524, 526, 539, 550, 595, 642, 889.
Oxygène moléculaire, 345, 469.
— (excitant chimique), 484.
— actif, 469.
— (action sur la chlorophyllogénèse), 515.
Oxyphiles (éléments), 241.

P

Pachynema, 794, 975, 798, 801, 809, 811, 937.
Pachytène, 794, 795, 797, 800.
Padina, 836, 868.
— Pavonia, 836.
Palladium, 467.
Paillettes scintillantes, 41, 416, 579.
Palintomie, 279.
Palmier, 185.
Panachure, 972, 973.
Pandorina, 262, 817, 981.
— morum, 980.
Panaeolus campanulatus, 870.
Papaïne, 609.
Papaver atlanticum, 957, 962.
— dubium, 957, 960.
— glabrum, 961.
— nudicaule, 951, 957, 961.
— orientale, 800, 953, 954.
— radicatum, 951.
— sommiferum, 958, 961. 962.
— striatocarpum, 951.
Papaveracées, 609.
Papillon, 254, 902.
Parabasosome, 276, 280, 1014.
Paracellulose, 626.
Paragénoplastine, 898.
Paraglycogène, 657.
Parahérédité, 976.
Paramécie, 36.
Paramecium, 346, 413, 753, 755.
Paramylon, 138, 657, 658, 659.
Paraphyses, 80, 123.
Paraplasme, 30, 59, 282, 343, 1001, 1003.
Parasites, 142, 1007, 1014, 1015, 1016, 1077, 1019, 1022.
— nucléophages, 245.
Parasynapsis, 808, 812.
— (-théorie du), 806.
Parasyndèse, 809.
Parechinus, 901.
— microtuberculatus, 957.
Parenchymes, 57, 88, 89, 106, 153, 173, 189, 243, 536, 555, 578, 579, 530, 583, 587, 609, 647, 653, 659, 993.
— aquifères, 993.
— assimilateurs, 121.
Parenchymes chlorophylliens, 995.
Parenchymes cortical, 96, 162, 505, 605, 687.
— palissadique, 640.
— tanifères, 590.
— à réserves, 995.
Paris quadrifolia, 239, 789.
Parois, 358, 359, 368, 397.
— amyloïdes, 369.
— à oxalate, 378.
— chez les Champignons, 379.
— calcifères, 377.
— callosiques, 369, 374.
— cellulaires, 365, 366, 505. 583, 667, 800.
— cellulosiques, 417, 424, 741, 1025.
— celluloso-pectiques, 364.
— à hémicellulose, 369, 375.
— chez les Végétaux verts, 363.
— cutinisées, 371.
— des cellules du tubercule de Pomme de terre.
— des Diatomées, Hétérocontées et Siphonales, 367.
— (états primitifs des), 364.
— (états secondaires des), 364.
— imperméables, 382.
— lignifiées, 369, 382.
— minéralisées, 369, 376.
— squelettiques, 28, 29, 263, 358, 979.
— silicifiées, 376.
— perméables, 382.
— subérifiées, 370, 371, 382.
— subérifiées ou cutinisées, 369.
— des tétraspores, 373.
Parthenium, 650.
Parthénogamie, 731, 865.
Parthénogenèse, 689, 693, 863, 865, 867, 868, 869, 870, 877, 879, 880.
— artificielle, 246, 877.
— diploïdes, 878.
— générative, 866, 871, 873, 874, 876.
— haploïde, 878.
— somatique, 866, 871, 878.
— et apogamie (causes), 876.
— et apogamie chez les Champignons, 868.
— chez les Végétaux supérieurs, 870.
Parthénozygote, 877.
Passiflora caerulea, 651.
Pavot, 608, 609, 948.
Pectate de calcium, 360, 365.
Pectates, 366.
Pectine, 360, 365.
Pectose, 365.
Pedilanthus, 576.

Peganum, 576.
Pelargonium, 596.
— zonale, 370.
Pellia, 263, 776, 770.
— Fabbroniana, 774, 775.
Pellicule ectoplasmique, 37, 38, 39, 285, 1024.
— endoplasmique, 285.
Pelomyxa, 260.
— palustris, 259.
Peloton synizésique, 262, 268, 794, 937.
Peltidea, 865.
Peltigera, 865.
Pelvia, 132.
Pénéacées, 851, 852, 853.
Pénétration des colorants vitaux, 344.
Penicillium cupricum, 586.
— glaucum, 65, 295, 304, 329.
— luteum, 769.
Pentaplaïdes (espèces), 968, 971.
Pentose, 202, 359, 402, 466, 585, 587.
Pentosides, 585.
Peperomia, 853.
— hispidula, 851.
Pepsine, 158, 242.
— chlorhydrique 241.
Peptase, 617.
Peptides, 401, 406.
Peptone, 182, 466.
Perchlorure de fer, 526,598 , 663.
Perforatorium, 738.
Périanthe, 185, 229, 583 . 637, 638.
Périblème, 53, 88, 177, 234, 996.
Péricarpe, 580.
Péricycle, 121, 122, 506.
Péridiniens, 135, 306, 198, 203, 306, 521.
Périplasma, 726, 727, 728.
Périspore, 374.
Périsporiacées, 733, 822.
Peristromium, 163.
Périthèces, 652, 769, 825.
— hybrides, 769.
Permanence du centrosome, 267.
Perméabilité, 433, 444, 483, 451.
Perméabilité à l'eau, 433.
— aux substances dissoutes, 441.
— cellulaires, 433.
— des cellules, 296.
— sélective, 443, 444.
Peronospora, 725, 760, 771, 773, 783.
— effusa, 760.
— parasitica, 727.
Péronosporacées, 255, 303, 379, 724, 725, 726, 727, 728, 733, 753, 755, 759, 760, 820, 868.
— (zoospores des), 490.
Peroxydases, 166, 167, 399, 469, 470.
Peroxydases (Localisation des), 509.
Peroxyde, 469.
Pesanteur, 409.
Pétales, 84, 92, 101, 109, 111, 112, 113, 152, 155, 302, 426, 531, 533, 534, 536, 538, 570, 571, 572, 596, 918, 1024.
— de Tulipa suaveolens, 177.
Pétiole, 75, 500, 583,586,610.
Peuplier, 999.
Peziza Stevensoniana, 254.
— venosa, 381.
Pezizinées, 662, 731, 732, 769, 823, 824, 863.
pH, 43, 151, 178, 179, 296, 307, 318, 410, 413, 422, 424, 426, 427, 428, 430, 465, 474.
— interne de la cellule, 688.
— intracellulaire, 568, 889.
— isoélectrique, 410.
— (nécessité de certaines valeurs de), 483.
— vacuolaire, 427, 1021.
Phacus, 198.
Phagocytose, 445.
Phajus grandifolius, 56, 97, 557, 558, 565, 566.
Phanérogames, 21, 51, 52, 53, 72, 80, 83, 92, 104, 105, 115, 116, 136, 137, 140, 141, 142, 209, 221, 249, 254, 257, 263, 295, 301, 328, 363, 373, 374, 375, 389, 394, 406, 415, 510, 518, 519, 525, 540, 582, 587, 588, 589, 604, 612, 621, 647, 680, 686, 706, 715, 718, 719, 729, 755, 770, 800, 814, 844, 845, 874, 879, 880, 881, 971, 994, 995, 1001, 1003.
— dioïques, 879.
— hermaphrodites, 879.
Phascum cuspidatum, 900.
Phase aqueuse, 167, 343,344.
— anabolique, 453.
— catabolique, 447, 452.
— dispersée, 415 .
— ou discontinue, 408.
Phase de dispersion ou phase continue ou milieu intermicellaire, 409.
Phase haploïde, 929.
— lipoïdique, 167, 344.
— schizogonique, 194, 195.
— sporogonique, 832.
— successives de la coloration d'une vacuole, 292.
— de la coloration vitale chez Saccharomycodes Ludwigii, 291.
Phaseolus, 223.
— lunatus, 13.
— vulgaris, 180, 206.
Phelloderme, 587.
Phénylbenzopyrone B 5,93.
Phénols, 469.
Phénomènes d'agrégation, 323.
— biologiques et la perméabilité, 445.
— chlorophyllien, 453.
— de la croix noire, 364.
— cytologiques de la sécrétion, 7.
— liés à la sexualité, 693.
Phénomènes externes de la fécondation, 741.
— intimes de la fécondation, 741.
— de Lecomte, 1000.
— osmotiques, 7, 343, 440, 397.
— physico-chimiques et perméabilité, 444.
— prophasique, 210, 211.
— de Tyndall, 408.
— de surface, 467.
— de vie communs aux animaux et végétaux, 10.
Phénotype, 898, 920, 925, 927.
Phéophycées, 71, 133, 134, 138, 262, 267, 328, 522, 540, 695, 702, 704, 705, 706, 723, 745, 746, 833, 837, 984.
— (gamètes des), 703.
Phéoplastes, 132, 133, 134, 137, 138, 498, 521, 577, 704, 705, 987.
Phéosporées, 137, 986, 987.
Philodendron, 171, 649.
Phlobaphènes, 363, 378,591.
Phlobotanins, 590, 591.
Phloroglucine chlorhydrique, 310.
Phloroglucinol, 361,378, 591.
Phœnix, 382.
— dactylifera, 310.
Phormidium favosum, 188, 201.
— Retzii, 201.
Phéoplastes, 458, 466, 578, 613.
Phosphate de calcium, 578.
— s minéraux, 242.
Phosphoaminolipides, 403.
Phospholipides, 403.
Phosphomolybdate d'ammoniaque, 242.
Phosphoprotéides, 402.
Phosphore, 242, 399, 400, 401, 458, 622, 623, 625, 653.
Photosynthèse, 7, 131, 133, 155, 163, 164, 165, 168, 355, 392, 454, 459, 496, 515, 521, 522, 523, 524, 525, 549, 561, 570, 572, 573, 574, 575, 584, 586, 592.
Phototactisme, 496, 497.
Phototropisme, 137.
Phragmidium Potentillae-canadensis, 762.
— speciosum, 734.

hragmidium subcorticium, 829.
— violaceum, 829.
Phragmites communis, 372.
Phragmoplaste, 670, 672, 682, 685.
Phycochromoprotéides, 520.
Phycocyanine, 63, 520, 663, 664.
Phycoérythrine, 128, 520, 522, 663.
Phycomyces Blakesleeanus, 761.
— nitens, 821, 881.
Phycomycètes, 381, 498, 559, 818, 819.
— hétérogames, 761.
— isogames, 761.
Phycoxanthine, 132, 133, 833
Phyllactinia, 733.
— corylea, 767.
Phyllines, 511.
Phyllocladus alpina, 784.
Phyllophora Brodiaei, 838.
Phyllopyrrol, 511.
Phyllosiphon, 368.
— asteriforme, 495.
Phylogénie des plastes, 142.
Physarum, 64.
—. didermoides, 832.
Physiologie cellulaire, 432, 446, 476.
— générale, 1, 2.
Physcia parietina, 862.
Physcomitrium, 925.
— piriforme, 123.
Physodes, 310.
Phytine, 604, 613.
Phytomélanes, 363, 380.
Phytophthora, 727.
Phytostérol, 30, 38, 341, 344, 400, 403, 601, 609.
Picea, 211, 846.
— vulgaris, 718.
Pièces florales, 54, 92, 597.
Pigeon, 431.
Pigmentation, 130, 535, 594, 597.
Pigments, 30, 50, 81, 83, 159, 160, 299, 383, 600, 609, 662, 664.
— (origine mitochondriale des), 297.
Pigments anthocyaniques, 142, 283, 290, 297, 302, 307, 308, 311, 323, 392, 426, 575, 593, 594, 595, 596, 597, 598, 599, 915, 916, 961, 1021, 1023.
— brun, 137.
— carotiniens, 572.
— carotinoïdes, 51, 55, 61, 115, 116, 138, 151, 163, 165, 391, 511, 525, 539, 593, 635, 663.
— des chloroplastes, 510.
— flavoniques, 575, 593, 594, 595.
— à fonction phénolique, 600.
— surnuméraires, 520, 663.
— (rôle des), 521.
Pigments tanoïdiques, 378.
— xanthophylliens, 51, 55, 82, 110, 114, 115, 116, 163, 526, 527, 529, 533, 650, 1033.
Pigmentosa, 138.
Pilobolus crystallinus, 380.
Pilularia, 779.
Pilzzellulose, 379.
Pimpinellefoliae, 970.
Pin maritime, 591.
Pinacées, 677, 708, 783, 784.
Pinène, 644.
Pingens (complexe), 932.
Pinguicula, 326, 507.
Pinnatae, 735, 840, 841.
Pinnularia, 263, 493.
— viridis, 367.
Pinus, 211, 719, 757, 783, 845, 846.
— Laricio, 708, 719, 757, 783, 845, 847.
— Pinastae, 847.
— Pinea, 208, 209, 215.
— Strobus, 670, 671, 672, 783, 784.
— sylvestris, 708, 719, 780, 782, 783.
Pirola chlorantha, 310.
Pipéridine, 604.
Pisum sativum, 692.
Pivoine, 596, 642.
Placenta, 249.
Plagiostoma, 739.
Plan équatorial, 670.
Plankton, 369.
Plantago, 1019.
Plantes apogames, 881.
— carnivores, 506.
— désertiques, 576.
— diploïdes, 899.
— grasses, 578.
— halophiles, 576.
— hétérothalliques, 879.
— marines, 576.
— maritimes, 576.
— nitrophiles, 578.
— panachées, 519.
— supérieures, 593.
— terrestres, 576.
Plantules, 88, 101, 161, 302, 422, 550, 579, 591, 611, 643, 1007.
— de Haricot, 285.
— de Pois (vacuoles des), 339.
— de Tabac, 296.
— monostromatiques, 163.
Plaque cellulaire, 667, 669, 670, 672, 670.
— équatoriale, 213, 214, 215, 217, 227, 230, 231.
— — didiploïde, 235.
— — tétraploïde, 235.
Plaquettes osmiophiles, 341.
Plasma, 415.
Plasmode, 22, 23, 32, 33, 64, 284, 358, 403, 435, 497, 499, 977, 1009, 1016, 1017.
— embryonnaire, 678.
Plasmodesmes, 382, 383, 384, 500, 708, 982, 1002, 1004.
Plasmodiophora Brassicae, 63, 195, 278, 380, 381.
Plasmodiophoracée, 195, 278.
Plasmodiophorales, 832.
Plasmogamie, 758, 759, 771.
Plasmolyse, 283, 323, 324, 355, 433, 436, 440, 441, 565, 575, 598, 1022, 1023, 1024, 1025, 1027, 1028.
— et turgescence, 433.
Plasmopara Halstedtii, 275.
Plastes, 6, 7, 34, 37, 51, 52, 55, 58, 63, 72, 81, 82, 83, 94, 95, 111, 114, 115, 116, 121, 122, 123, 124, 126, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 136, 138, 139, 140, 142, 143, 150, 151, 158, 164, 165, 185, 250, 252, 284, 290, 341, 342, 348, 349, 352, 353, 361, 389, 390, 391, 392, 393, 395, 396, 405, 418, 419, 423, 503, 508, 509, 510, 514, 515, 517, 518, 527, 530, 538, 547, 548, 552, 564, 566, 570, 572, 573, 574, 575, 599, 612, 616, 635, 636, 763, 638, 643, 650, 658, 662, 663, 704, 705, 706, 711, 772, 773, 971, 991, 1000, 1020, 1031, 1032, 1033.
— (altérations des), 143.
— (caractères histochimiques et structure des), 142.
— (caractères morphologiques et évolutifs des), 81.
— (caractères physiques et histochimiques des), 143.
— (évolution dans les groupes inférieurs des végétaux chlorophylliens des), 115.
— (phylogénie des), 142.
— amylogènes, 713.
— chlorophylliens, 152, 420, 702, 703, 705, 707.
Plastides, 51.
Plastine, 402.
Plastidome, 62.
Plastome, 49.
Plastosomes, 49.
Plastine, 43.
Platine colloïdal, 470.
Platoma Bairdii, 868.
Plectascinées, 822, 825.
Plectenchyme, 70, 660.
Pleodorina, 980, 981.
— californica, 219, 980.
Plérome, 53, 90, 234, 556, 996.
Pleurocontés, 703, 745.
Pleurosigma, 264, 668.

Plomb, 399, 589.
Plumbaginacée, 674.
Plumbagella, 707.
— micrantha, 857.
Plumbaginoïdées, 857.
Plumbago capensis, 857.
— zeylanica, 857.
Pneumocoque, 484.
Poches sécrétrices, 648.
Podocarpinées, 846.
Podocarpus, 677.
Podophrya, 673.
Podophyllum, 806, 807.
Podophyllum peltatum, 208, 681, 692, 800, 854.
Podosphaera leucotricha, 627.
Podostémonacées, 850, 851.
Pœonia officinalis, 362.
Poklyrikos Schwartzi, 1013, 1014.
Poids sec, 406.
Poids spécifique des chondriosomes, 77, 147, 356.
— — vacudes, 317.
Poils, 376, 378, 531, 571, 580, 593, 607, 608.
Poils absorbants, 250.
— épidermiques, 581.
Poils de feuilles, 415.
— foliaires, 123.
— glanduleux, 506, 1022.
— sécréteurs, 596, 608, 647, 648, 649, 652.
— — des feuilles de Noyer, 303.
— — d'essences, 314.
— staminaux, 238.
— de Tradescantia virginica, 220.
— urticants, 378.
Poinsettia (Mutant), 911, 912, 914, 915, 917.
Point cryoscopique, 424.
Point d'insertion des chromosomes, 213.
— isoélectrique, 410, 413.
— — des protéides, 687.
Point végétatif, 53, 606, 994.
Pois, 92, 100, 152, 339, 563, 564, 543, 611, 612, 614, 922, 923, 931.
Poisons, 485, 486.
Poissons, 240, 482, 490.
— Élasmobranches, 779.
Polarisation électrique, 39.
Pôle chalazien, 849, 854.
— micropylaire, 849, 854, 853, 857, 875.
Pollen, 9, 85, 87, 95, 120, 254, 255, 327, 373, 415, 425, 573, 640, 679, 581, 719, 756, 757, 758, 786, 787, 884, 885, 886, 894, 897, 900, 910, 925, 926, 928, 955, 956, 957, 958, 959, 960, 961, 964, 971, 973, 974.
Pollinies de Vincetoxicum officinale, 371.
Pollinisation, 778.
Polonium, 1030.
Polyamyloses, 547.
Polycarpic (Mutant), 910, 913.
Polycladous (gamétophyte), 928.
Polyembryonie, 876.
Polyénergide, 19, 1009.
Polyholosides, 584, 585, 653.
Polymérisation, 283, 375, 456, 462, 585, 586, 609.
Polypeptides, 401.
Polyphagus Euglenae, 252.
Polyphénoloxydases, 469.
Polyploïdes (mutants), 972.
Polypodiacées, 116, 207, 218, 375, 555.
Polyporus betulinus, 380.
Polypodium ireoides, 116, 207, 208.
Polysiphonia, 86, 992, 919.
— fastigiata, 990.
— nigrescens, 838.
— sertularioides, 990.
— violacea, 773, 838.
Polysomiques (mutants), 972.
Polyspermie, 779, 780, 786.
Polystigma rubrum, 861.
Polytoma, 279, 281, 698, 699, 713, 735, 740, 741.
Polytoma uvella, 141, 259, 278, 279, 569, 695, 696, 742, 1030.
Polystomella, 253.
Polytrichum, 123.
— formosum, 711.
— juniperinum, 710.
Polyzonia, 994.
— elegans, 993.
Pomme de terre, 95, 97, 100, 177, 413, 502, 507, 539, 540, 541, 543, 558, 559, 563, 564, 659, 1005.
Ponctuations, 383, 1004.
Populus balsamifera, 885, 887.
— trichocarpa, 887.
Porphyra, 198, 984.
Porphyrines, 512.
Postchromisation, 50.
Potamegon, 639.
Potamogeton lucens, 190.
Potamogétonacées, 249.
Potasse, 362, 370, 371, 372, 379, 541, 626.
Potassium, 399, 400, 406, 443, 545, 550.
Potentiel des glucides, 475.
— d'oxydo-réduction (rH^2) 42, 249, 294, 430, 473, 475.
— d'oxydo-réduction : son rôle dans la cellule, 475.
— du système cellulaire et ses variations, 474.
Poulet, 1007.
Poumon, 429.
Pourpre rétinien, 520.
Pouvoir électif des vacuoles pour les colorants vitaux, 288.
Pouvoir ferment, 623.
— germinatif et vide, 450.
— osmotique des cellules, 1017.
— oxydant des cellules, 345.
— oxydo-réducteur des chondriosomes, 166.
— réducteur, 889.
— des chondriosomes, 167.
Prasiola, 409.
Précipitation des colloïdes, 301.
— des colloïdes vacuolaires 285, 288, 299, 394.
— des protéides dissous dans les vacuoles, 285, 288.
Précipités tanoïdiques, 553.
— vacuolaires, 272.
Prêle, 366, 888.
Présence de colloïdes dans les vacuoles, 285, 288.
Pression de la membrane, 438.
— osmotique, 409, 437, 438, 440, 442, 459, 576.
Principaux types d'actions diastasiques, 466.
Primadovéride, 508.
Primavéroside, 508.
Primevère, 923.
Primordia des plastes, 58, 59.
Primula, 681, 810.
— floribunda, 902, 964.
— Kewensis, 902, 964.
— sinensis, 923, 931.
— verticillata, 902, 964.
Primulacées, 508, 849.
Procarpe, 131.
Procerodes, 739, 740.
Processus de coagulation, 416.
— d'oxydation, 247.
— oxydo-réducteur, 168.
— télophasique, 212.
Prodigiosine, 664.
Production de granulations lipoïdiques pour les plastes, 114.
Produits de l'activité des plastes, 510.
— cireux, 372.
— de déchets, 344, 347, 455, 502, 503, 511.
— de dégradation, 606.
— d'excrétion, 663.
— du métabolisme, 402, 404, 406, 414.
— de réserve, 344, 347, 502, 503, 507.
— — (caractères principaux des), 456.
— de sécrétion, 397, 503.
— de segrégation, 503.
— de synthèse, 606.
Proembryon, 677.
Prolongements amœboïdes, 1028.
Promitose, 257.

Promitose (diagramme), 259.
Propagule, 640.
Prophase, 86, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 211, 212, 215, 216, 218, 219, 220, 221, 222, 224, 231, 235, 263, 265, 387, 674, 675, 714, 754, 773, 774, 783, 789, 790, 791, 800, 801, 817, 824, 834, 838, 936, 954.
— (de Surirella calcarata), 265.
— méiotique, 268,918, 943.
— hétérotypique, 262, 683, 751, 791, 793, 794, 796, 798, 799, 805, 808, 811, 812, 816, 818, 859, 898, 902, 919, 921, 922, 937, 939, 948, 951, 957, 959, 965.
— réductrice, 936.
— somatique, 808.
Propriétés optiques, 408.
— osmioréductrices, 403.
— physico-chimiques du gel protoplasmique,429.
— physiologiques du cytoplasme, 39.
— réductrices du glutathion, 167.
— réductrices des chloroplastes, 151.
— des vacuoles d'accumuler le rouge neutre, 286.
Prolamines, 612.
Protéases, 506, 617.
Protéides, 9, 10, 15, 16, 43, 46, 50, 79, 81, 83, 115, 150, 159, 160, 241, 242, 283, 285, 318, 319, 344, 359, 398, 399, 400, 401, 402, 404, 405, 410, 413, 440, 517, 550, 565, 567, 570, 575, 589, 598, 605, 606, 607, 608, 609, 612, 613, 614, 615, 617, 622, 659.
Protophytes, 814.
Protoplasme (caractères généraux du), 10.
— (distinction entre le protoplasme végétal et le protoplasme animal), 12.
— (diversité du), 13.
Protoplaste, 736, 738, 742, 743, 744, 745, 749, 750, 751, 752, 753, 761, 771, 877, 890, 1020, 1021, 1022.
Protoxylème, 1003.
Protozoaires, 188, 189, 245, 250, 258, 282, 345, 347, 355, 414, 475, 490, 621, 659.
Pruniers, 612.
Prunus, 897.
Psalliota, 155.
— campestris, 69, 70, 154, 162, 380, 660.
Psathyrella disseminata,684.
Pseudochondriome, 62.
Pseudochromosomes, 251,
Pseudogamie, 863, 874.
Pseudonucléoles, 175, 179.
Pseudopodes, 163, 189, 228, 285, 489.
Pseudosolution, 408, 409.
Pseudotetraedron, 368.
Psilotum, 375, 680.
Ptéridophytes, 72, 116, 126, 180, 249, 255, 256, 263, 264, 267, 270, 271, 273, 274, 303, 363, 373, 374, 518, 581, 594, 604, 621, 636, 669, 680, 706, 707, 708, 713, 714, 715, 718, 720, 756, 759, 814, 842, 843, 844, 848, 874, 994, 1002, 1003.
— (phénomènes intimes de la fécondation chezles), 779.
— hétérosporées, 843.
Pteris, 208, 210, 211.
— aquilina, 119.
— cretica, 207, 215, 216, 217, 218, 225.
Puccinia Arenariae, 865.
— Falcariae, 830.
— graminis, 203, 734, 769, 829.
Protenor, 885, 887.
— belfragi, 886.
Protéogenèse, 569, 570.
Protéoplastes, 83, 85, 113, 114, 348, 567, 569, 560, 661.
Proteromonas longifila, 280.
Prothalles, 116, 117, 143, 553, 674, 707, 710, 756, 756, 757, 758, 760, 786, 836, 842, 843, 844, 847, 848, 849, 850, 851, 853, 854, 856, 857, 871, 873, 874, 875, 881, 888.
— diploïdes, 865.
— femelles, 846, 844.
— hermaphrodites, 888.
— mâles, 844, 845, 846.
Protides, 320, 400, 406, 452, 454, 466, 468, 611.
— (dans la phase catabolique), 452.
— (synthèse des), 454.
Protistes, 141, 182, 186, 195, 252, 255, 257, 259, 267, 276, 281, 348, 860, 1009, 1010, 1011, 1014, 1015.
— flagellés, 275.
Protoascinées, 761, 763, 764, 820, 869.
Protocaryon, 192, 200, 258, 259, 267.
— (division du), 258.
Protochlorophylle, 514, 539.
Protochromosomes,180,206, 216, 217, 223, 387, 788, 793, 794.
Protococcales, 838, 868.
Protococcus, 482.
Promitose, 259.
Protonema, 128, 131.
— diploïde, 895.
Protonéphros des têtards des Batraciens, 293.
Protophytes, 490.
Protoplasma, 4, 5, 9, 29, 30, 31, 244, 282, 294, 397, 398, 400, 401, 402, 404, 406, 427, 458, 501, 610, 667, 682, 688, 726, 737, 758, 759, 782, 891, 978, 1009.
Puccinia Helianthi, 769.
— Malvacearum, 829.
— Podophylli, 763.
Pulmonaria, 677.
Pulvérisation des vacuoles, 324, 325, 393.
Purine, 400, 604.
Purpurine, 600.
Purpurogalline, 469, 509.
Pustularia, 805.
— bolarioides, 805.
— vesiculosa, 69, 154, 157, 223, 381, 618, 643, 654, 767, 824.
Pycnose, 1033.
Pygaera, 255, 273, 278.
Pylaiella, 835.
— littoralis, 835, 868.
Pyrénoïde, 23, 128, 134, 135, 136, 160, 161, 551, 773, 979, 980.
Pyrénomycètes, 223, 731.
Pyrénomycétinées, 731.
Pyrethrum, 851, 852.
— partheniifolium var. aureum, 851, 852.
Pyridine, 604, 608.
Pyrocatéchnie, 645.
Pyrogallol, 149, 509, 590
Pyrola minor, 788.
Pyrone, 593.
Pyronema, 753, 768.
— confluens, 730, 731, 767, 769, 825, 863.
Pyrrhocoris, 883.
Pyrrol, 600, 604, 608.
Porphyrine, 511.
Pythium, 727, 750.
— aphanidermatus, 820.
— de Baryanum, 726.

Q

Quadripartition, 681.
Quotient respiratoire, 640, 402.
Q. R. : volume de CO^2 dégagé / volume d'O^2 consommé 448
Quercus, 235, 375.
Queue du spermatozoïde, 255, 738.
Quinoléine, 604, 608.

R

Races asporogènes, 487.
Race tétraploïde, 895, 901.

Rachis, 500.
Racine-s, 54, 83, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 95, 96, 97, 113, 116, 117, 119, 120, 122, 142, 154, 153, 154, 157, 162, 204, 284, 300, 302, 389, 396, 426, 505, 516, 527, 536, 540, 553, 554, 555, 557, 558, 565, 582, 600, 605, 636, 644, 647, 690, 691, 992, 996, 1004, 1006.
— aérienne, 651.
— aérienne de Chlorophytum Sternbergianum, 60.
— d'Allium Cepa, 296.
— flagellaires, 1011.
— inductrice, 690.
— induite, 690.
— d'Orchidées, 355.
— d'Orge, 299, 300, 302, 303, 307, 337.
— d'Orge (vacuoles des), 336.
— de Lupin, 357.
— de Pois, 20, 313, 343.
— de Ricin, 57, 302.
— de Vigne, 360.
Radiations ultra-violettes, 521.
Radicelles, 177.
Radicule, 54, 299, 606.
— de Pois, 322.
Radium, 927.
Raffinose, 584.
Rafflesia, 679.
Rafflésiacées, 142.
Raisins, 580.
Rameaux adventifs, 895.
— carpogonial, 702, 731.
Ranunculus, 231.
— acris, 189, 229.
— acris (albumen de), 190.
— aquatilis, 207.
— Flammula, 207.
Raifort, 505.
— (tubercule de), 469.
Raphanus, 962, 963, 972.
— sativus, 958, 963.
Raphé, 370.
Raphides, 581, 582, 583.
Rapport $\frac{\text{cholestérol}}{\text{Acides gras}}$ 429.
Rapport $\frac{I}{N}$ 450.
Rapport nucléo-plasmique (R N P), 247, 248, 430, 686, 691, 695, 899.
Rayons médullaires, 587, 588.
— mitogénétiques, 689.
— α, 1028, 1029, 1030.
— α (action sur les divers constituants cellulaires des), 1028.
— γ du radium, 1029.
— ultra-violets, 1028.
— U.-V., 1028, 1029, 1030.
— X, 359, 364, 404, 487, 928, 1029, 1030.
Rayonnement ultra-violet, 241, 487.
Réactif de Biondi-Heidenhian, 241.
— de Bouchardat, 605, 606, 608.
— de Courtonne, 595.
— de Feulgen, 622.
— à l'iode, 465.
Réactif iodé, 359, 381, 543, 544, 545, 606.
— iodo-ioduré, 77, 80, 90, 101, 105, 149, 313, 376, 557, 654, 655, 656, 658, 659.
— de Köchlin et Witt, 509.
— de Madelung, 249, 509.
— de Manoïlov, 889.
— de Millon, 506, 508, 598, 612, 613, 621, 659, 662.
— de Röhmann et Spitzer, 249.
— de Schiff, 242, 243, 574.
— de Schweizer, 359.
— de Unna, 249.
— de Unverdorben-Franchimont, 647.
Réaction-s biologique, 15.
— de Burchard, 601.
— de la cellule à la plasmolyse, 440.
— de Feulgen, 440, 682.
— de Hesse, 601.
— de Hirschsohn, 601.
— histochimiques de la métachromatine, 315.
— interne du protoplasme (p H cellulaire), 423.
— ionique, 424.
— de Liebermann, 601.
— de Millon, 622, 632.
— de Molisch, 579.
— d'oxydo-réduction, 461, 462.
— productrices d'énergie, 447, 452.
— (ordre de grandeur des), 447, 452.
— de Salkowski, 601.
— synthétisantes, 453.
— de Tschugajef, 601.
— vitale, 483.
— de von Höhnel, 370.
Réalisation des équilibres statiques, 433.
Reconstitution du réseau, 221.
Reduced (mutant), 911.
Réductases, 537.
Réductions, 459, 462, 466, 473, 524, 592, 595.
Réduction chromatique, 5, 6, 693, 734, 789, 790, 814, 815, 832, 842, 853, 880, 881, 903.
Régression des amyloplastes, 562.
— des chloroplastes, 119, 120, 122, 124, 131, 140.
Régulation osmotique, 347.
Relation des chondriosomes avec les produits d'élaboration, 80.
— entre la respiration et la fermentation, 449.
Renflement moteur, 308, 500, 501.
Renonculacées, 207, 788, 848, 849.
Reproduction, 10.
Reptiles, 779.
Réseau chromatique, 176, 177, 202, 387, 776, 777.
— chromidial, 251.
— de chromatine, 217.
— chromosomique, 207.
— de réseaux, 218, 219.
Réserves (formation des), 454.
— lipoïdiques, 888.
— protéiques, 160.
Réservoirs à brome, 630.
Résines, 363, 378, 644, 645, 647, 649, 652.
— proprement dites, 646.
— tannoliques, 643.
Résinols, 644.
Résinotannols, 643.
Résistance à l'asphyxie, 451.
— (théories actuelles), 451.
— aux températures élevées, 482.
Résorption de la chlorophylle, 139.
Respiration, 10, 141, 246, 443, 447, 449, 451, 452, 488, 503, 539, 693.
Résumé des notions acquises sur la constitution morphologique du protoplasma, 386.
Reticularia Lycoperdon, 832.
Réticulum, 176.
— nucléaire, 175.
Réversibilité (des plastes), 518.
— fonctionnelle des plastes 138.
— de formes des vacuoles, 322, 325.
— des aspects des vacuoles, 393.
Revêtement cireux, 373.
Reviviscents (animaux), 481.
r H^2, 473, 888, 889.
— cellulaire, 475.
— cytoplasmique, 345.
— vacuolaire, 345.
Rhabdites, 252.
Rhabdochromatium, 628, 664.
Rhabdocœles, 739.
Rhamnose, 587.
Rhamnus cathartica, 310.
Rhéotactisme, 499.
Rheum, 580.
Rhizoclonium, 203.
Rhizoctonia, 171, 1018.
Rhizoïdes, 21, 130, 131, 845, 1016.

Rhizome, 97, 540, 541, 542, 558, 586, 600, 604, 613, 641, 919.
Rhizoplaste, 255, 280.
Rhizopodes, 4, 204, 244, 347.
Rhizopus nigricans, 36, 67, 380, 868.
Rhabdobacillus palustris, 665.
Rhodochytricum, 275, 519.
Rhodocorton, 128.
Rhodomélacées, 990, 991, 992, 993, 994.
Rhodophycées, 71, 126, 518, 522, 621, 699, 703, 706, 730, 731, 814, 817, 818, 819, 838, 859, 868, 984, 990, 1002, 1007.
— haplobiontiques, 838.
Rhodoplastes, 128, 131, 520, 629, 631, 984, 990, 991.
Rhodospirillum, 665.
Rhodoxanthine, 526, 531, 538.
Rhodymenia palmata, 587, 659.
Rhodyméniacées, 128, 131.
Rhœo, 974.
Rhoicosphenia curvata, 736, 738.
Rhopalodia, 737.
— gibba, 737, 773, 841.
Rhus vernicifera, 469.
Ribes, 235.
— alpinum, 888.
Ribose, 402.
Riccardia, 713, 776, 777, 779, 809.
— pinguis, 774, 776, 777, 888.
Ricasolia herbacea, 862.
Riccia, 842.
Ricin, 89, 91, 92, 216, 223, 302, 319, 321, 349, 505, 557, 594, 596, 599, 613, 615, 616, 642, 644.
— (feuilles de), 425.
— (feuilles et tige de), 372.
— (huile de), 634.
Riella, 774, 784.
— Clausonis, 774.
Rigens (complexe), 932.
Rivina humilis, 185.
Riz glutineux, 547.
Rôle catalyseur des plastes, 164.
— des chondriosomes, 50.
— de la métachromatine, 622.
— des plastes, 165.
— des vacuoles, 343, 345.
— oxydo-réducteur des chondriosomes, 168.
Rolled (mutant), 910, 913, 914, 915, 917.
Ronce, 310, 590.
Rosa, 231, 236, 967.
— acicularis, 968, 972.
— canina, 109, 110, 525, 528, 968.
— glauca-plebeia, 969.
Rosa Jebei, 969.
— Jundzilli, 968, 969.
— pomifera, 969, 970.
— — Grenieri, 969.
— recondita, 970.
— Sabini, 970.
— sicula, 969.
— solanifolia, 969.
— tomentosa, 968, 970.
— Wilsoni, 968.
Rosacées, 14, 576, 584, 612, 848, 849.
Rosazurine, 623.
Roses, 231, 596, 647, 829, 968.
Rosier, 590, 594, 596, 599.
Rostre, 1011.
Rotation du cytoplasme, 39.
Rotifères, 295, 481, 1019.
Rouge de Cachou, 591.
— Congo, 361.
— écarlate, 635, 646, 664.
— de Kino, 591.
— neutre, 42, 76, 186, 285, 286, 287, 289, 290, 291, 294, 295, 296, 300, 301, 303, 304, 305, 306, 312, 313, 314, 317, 322, 327, 329, 331, 335, 338, 342, 343, 345, 346, 354, 392, 394, 395, 429, 481, 485, 589, 598, 601, 606, 610, 619, 628, 640, 650, 664, 711, 889, 1025, 1026, 1031.
— de ruthénium, 359, 366, 601, 620.
— de Tormentille, 591.
Rougissement automnal, 594.
Rouille du Blé, 203, 236, 639.
Rubens (complexe), 932, 934.
Rubidium, 399.
Rubus fructicosus, 309.
Rumex, 580, 888.
— acetosa, 203, 886, 887, 888.
— thyrsiflorus, 887.
Russula, 608, 986.
Rutacées, 588, 648.
Rythme de l'activité des chondriosomes au cours du cycle vital, 143.

S

Sac embryonnaire, 82, 83, 84, 114, 567, 568, 674, 786, 787, 788, 790, 849, 850, 851, 852, 853, 854, 855, 856, 857, 872, 873, 875, 881.
— diploïde, 872.
— des Liliacées, 348.
Sacs polliniques, 844.
Saccharomyces, 734, 869.
— cerevisiae, 287, 624.
— ellipsoideus, 329, 1030.
— paradoxus, 826.
Saccharomyces pastorianus, 332.
— — (vacuoles du), 333.
Saccharomycétacées, 193, 673, 674, 761, 820, 822, 869.
Saccharomycodes, 738, 831, 858.
— Ludwigii, 66, 290, 294, 418, 624, 656, 657. 826,
Saccharose, 248, 318, 457, 549, 467, 550, 561, 562, 684, 586, 644, 1028.
Saccharum officinarum (Ecorce de), 372.
Saccorhiza, 497, 498, 836.
Saccorhiza bulbosa, 161, 836.
Salicornia, 580.
Salicoside, 587.
Salix, 587.
— alba, 587.
— Andersoniana, 972.
— aurita, 887.
— caprea, 887, 972.
— cinerea, 887, 972.
— purpurea, 887.
— phylicifolia, 972.
— triandra, 972.
Salsepareille, 542.
Salsola, 580.
Salvinia auriculata, 206.
— natans, 119, 206, 231, 518.
Salviniacées, 216.
Sang, 612.
— des Mammifères, 402.
Sangsue, 488.
Sapogénines, 587.
Saponaires, 548.
Saponaria officinalis, 588.
Saponarinoside, 588.
Saponification, 639, 646.
Saponosides, 587.
Saprolegnia, 19, 73, 76, 77, 153, 154, 155, 295, 296, 303, 305, 327, 328, 329, 338, 395, 485, 723, 725.
— dioica, 691.
— (vacuoles de), 340.
Saprolegniacées, 13, 19, 65, 68, 72, 75, 76, 77, 146, 256, 303, 304, 312, 313, 324, 341, 379, 417, 498, 604, 621, 626, 641, 643, 656, 721, 723, 725, 727, 726, 728, 753, 755, 759, 760, 820, 880, 1013.
— apandriques, 868.
Saprophytes, 1011.
Sarcocolla, 853.
Sarcode, 4, 32.
Sarcoscypha coccinea, 663.
Sargassum, 837, 995.
Satellites, 229, 230, 231.
Saules, 231.
Savons, 634.
Saxifraga granulata, 788.
— tridactylites, 326.
Scabiosa, 235.
Scalopped (mutant), 911.
Scaphospora speciosa, 835.

Scarlach, 573, 638.
Schéma de l'évolution des plastes, 391.
— — — — — dans une Phanérogame, 389.
— — — des vacuoles dans une Phanérogame, 394.
— de la structure d'une Algue verte, 392.
— de la structure d'une Phanérogame, 396.
— du chondriome d'une cellule hépatique, 388.
— du chondriome d'Endomyces Magnusii, 388.
— de la structure générale de la cellule, 390.
— de la structure d'un Saprolegnia, 395.
— de la structure d'une cellule de Sélaginelle, 393.
— de von Möllendorff, 293.
— de l'évolution chromosomique, 239.
Schizogène (mode), 648.
Schizophyllum commune, 870.
Schizosaccharomyces, 381, 654, 734, 744, 869.
— octosporus, 195, 761, 820.
Schizosaccharomycètes, 16.
Schwamniomyces occidentalis, 869.
Sciaphila japonica, 232.
Scilla patula, 185.
Scilline, 586.
Scinaia, 984, 989.
— furcellata, 817, 818.
Scléréides, 998.
Sclérenchyme, 998.
Sclérites, 998.
Sclérote, 625.
Scolopendrium vulgare, 118.
Scorzonère, 21.
Scotiella nivalis, 663.
Scrofulariacées, 142, 171, 584, 674.
Scutellum, 504.
Scytomonas pusilla, 193.
Scytonema circinatum, 202.
Secale, 967.
Seconde contraction des éléments chromatiques, 800.
Sécrétion, 503, 508, 650.
— de substances par le noyau, 252.
— diastasique, 507.
— rhagiocrine, 289.
Segment intermédiaire du spermatozoïde, 739.
Segmentation de l'œuf d'Oursin, 249.
Segrégation, 503.
— mendélienne, 927.
— des sexes, 881.
Seigle, 506, 586, 612.
Sel marin, 1023.
— d'Oseille, 580.
Selaginella, 375, 709.
Selaginella Kraussiana, 120, 121.
— Martensii, 120, 121, 845.
— pulcherrima, 120.
Selaginelles, 120, 122, 136, 391, 393, 843, 844, 845, 846, 879, 995.
Sels d'argent, 395.
—de calcium et de magnésium, 614.
Sels ferriques, 589, 590,591.
— halogènes, 576.
— minéraux ou organiques, 344.
— minéraux, 67, 283, 361, 548, 575.
— d'oxonium, 594.
— de potassium, 442.
— radioctifs (action sur les chondriosomes des), 1029.
— de sodium, 442.
— solubles, 580.
Sempervivum tectorum, 580.
Senecio, 235, 971.
Sensibilisateur optique, 521, 524.
Sensitive, 485, 500, 501.
Sépales, 54, 529, 551, 568, 569, 570.
— d'Iris germanica, 303.
Septets, 966.
Sequoia, 209, 650, 843.
Série purique, 402.
— pyrimidique, 402.
Sérum, 415.
— albumine, 320.
— physiologique, 483.
— sanguin, 612.
Sève élaborée, 1001.
Sexe, 880, 884.
— femelle, 880.
— mâle, 880.
Sexualité, 1, 2, 693, 731, 759, 814, 832, 860, 863, 866, 870, 872, 873, 874, 878, 890.
— (phénomènes cytologiques de la), 693.
Silicate de sodium, 318.
Silice, 362, 376, 378, 545.
Silicification, 376, 378.
Silicium, 399, 400.
Silique, 963.
Silphium, 720, 788.
Simarubacées, 648.
Sinigroside, 505, 506.
Siphomycètes, 19, 731, 880, 1013, 1014.
Siphon, 67, 68, 73, 78, 155, 304, 627, 722, 724, 728, 1011.
Siphonales, 135, 368, 702, 721, 722, 724, 725, 745, 840, 868, 1011, 1015.
Siphonées, 19, 20.
Siphonocladales, 22, 135, 160, 377, 724, 725, 741, 745, 839.
— et Siphonales (gamètes des), 721.
Siphonogamie (des Phanérogames), 755.
Siponculidés, 276.
Smilacina, 809, 810, 854.
— stellala, 853.
Smilax aspera, 542.
Smooth (mutant), 910, 911.
SO^4H^2, 435.
Sodium, 399, 443, 580.
Sol, 407, 415.
Solanacées, 14, 582, 587, 788, 849.
Solanine, 587.
Solanoside, 587.
Solanum, 223.
Solanum dulcamara, 528, 535.
— Koelreuterianum, 895.
— lycopersicum, 203, 528, 536, 539, 900.
— nigrum, 900.
— tuberosum, 177, 214, 516.
— (racines de), 177.
Solenobia, 902.
Solorina, 865.
Solution-s, 409.
— alcoolique de chlorophylle, 158.
— ammoniacale d'oxyde de cuivre, 359.
— balancées, 444.
— colloïdale, 228, 290, 299, 300, 301, 303, 304, 306, 315, 323, 408, 409, 421.
— de chlorophylle, 159.
— équilibrée, 444, 482.
— hypertoniques, 148, 245, 405.
— hypotoniques, 405.
— iodo-iodurées, 362.
— isotonique, 143.
— optiquement vide, 411, 412.
Soma, 1008.
Somatogamie, 732, 863.
Sorbier, 584.
Sorbitol, 550, 584.
Sorbus, 310.
Sorgho, 584.
Sorosphaera Veronicae, 194, 195.
Soudan, 362, 403, 573, 635, 646, 664.
Soude, 249, 359, 622.
Soufre, 399, 400, 401, 627, 629.
Souris, 159, 153, 155, 156.
Spartéine, 604.
Spécialisation cellulaire, 17.
— physiologique, 1008.
— du travail, 17.
Spécificité des grains d'amidon, 547.
— chimique du protoplasme, 14, 15.
Spectre de la fucoxanthine, 521.
Spectre de la lycopine, 525.
— de la phycocyanine, 520.
— de la phycoérythrine, 520.

Spermatide, 254, 273, 276, 710, 711, 715.
Spermaties, 117, 703, 862.
Spermatocytes, 273, 740.
Spermatogenèse, 254, 273, 710, 715, 881, 925.
— chez Equisetum arvense 271.
Spermatozoïdes, 24, 25, 33, 117, 124, 132, 133, 137, 139, 173, 226, 240, 243, 254, 269, 272, 273, 275, 281, 358, 489, 490, 491, 492, 494, 495, 687, 697, 698, 701, 702, 704, 705, 709, 711, 712, 713, 714, 717, 718, 719, 720, 724, 725, 727, 740, 747, 748, 756, 757, 773, 774, 775, 778, 779, 780, 781, 782, 790, 837, 845, 846, 855, 874, 882, 884, 895, 903, 961, 981, 1011.
— des Animaux, 738.
— pleurocontés, 746.
Sperme de Hareng, 241.
— d'Oursin, 241.
Spermophthora, 729, 730, 741, 749, 752, 761, 764.
— (fécondation de), 743.
— Gossypii, 380, 661, 822.
Sphacelaria, 254, 669.
— plumgiera, 994.
Sphacelariales, 221, 378, 993.
Sphacèle, 993, 994.
Sphaerocarpus, 774, 783, 882, 884.
— Donnellii, 774, 882, 883, 928.
— Michelii, 882.
— texanus, 882.
Sphaeroplea, 667.
Sphaerotheca, 733.
— Castagnei, 766.
— Humuli, 733, 766.
Sphères attractives, 5, 255.
— mucilagineuses, 598, 697.
Sphérites de chitosane, 380.
Sphérocristal, 308, 581.
— d'anthocyane, 596.
— de liliostérol, 603.
— d'oxalate de calcium, 319.
Sphérocristaux, 404, 542, 578.
— d'azotate de chitosane, 379.
— d'inuline, 585, 586.
Sphérocystes, 986.
Sphéroïdes, 578, 581, 612.
Sphérome, 350, 635.
Sphérosomes, 350, 417, 635.
Sphérules, 76.
Sphaerechinus granularis, 961.
Spinacia, 234, 809.
— oleracea, 234, 888.
Spirale chromatique, 187.
Spire centrosomienne, 716.
Spirée, 611.
Spirème, 212, 811.
Spirille, 212, 811.
Spirillum undulum, 492.
Spirochètes, 24, 25, 73, 490.
Spirochona, 673.
Spirogyra, 128, 134, 175, 199, 245, 246, 286, 328, 576, 579, 667, 735, 749, 753, 771, 798, 867, 928.
Spirogyra bellis, 247.
— calospora, 816.
— condensata, 750.
— conspicua, 750.
— crassa, 772.
— exilis, 750.
— inflata, 876, 877.
— longata, 876.
— maxima, 135, 750.
— mirabilis, 867.
— neglecta, 772.
— punctata, 750.
— varians, 750, 823.
Spirogyres, 34, 35, 40, 41, 71, 135, 152, 160, 200, 285, 328, 415, 433, 436, 447, 475, 482, 483, 488, 590, 592, 686, 814, 877.
— dioïques, 749.
— monoïques, 749.
Spirostomum ambiguum, 50.
Splachnum sphericum, 900.
Spodogramme, 363, 376, 377.
Spongiaires, 276, 740, 1007.
Sporanges, 67, 118, 119, 120, 831, 833, 841, 881, 987.
— pluricellulaires, 702, 704.
— uniloculaires, 703.
Sporangiophore, 821.
Spores, 9, 13, 15, 23, 25, 64, 116, 118, 120, 122, 124, 143, 187, 374, 375, 480, 481, 486, 487, 496, 518, 630, 633, 662, 679, 680, 684, 729, 790, 814, 827, 832, 834, 838, 842, 844, 882, 883, 1013.
— binucléées, 828.
— de Champignons, 329.
— charbonneuse, 735, 763.
— de Saprolegnia, 331.
— diploïdes, 895.
— gamètes, 744, 828.
Sporidies, 752.
Sporobolomyces, 663, 664.
— roseus, 66.
Sporocyte, 790.
Sporodinia, 725.
— grandis, 728, 744, 868.
Sporogenèse, 120.
Sporogone, 124, 842.
Sporomonas infusorium, 666.
Sporophyte, 6, 203, 263, 693, 813, 814, 815, 821, 822, 825, 827, 828, 831, 834, 836, 837, 838, 842, 844, 858, 859, 866, 880, 882, 883, 893, 895, 927, 929.
Sporophyte haploïde, 863.
— hétérozygote, 800.
— tétraploïde, 800.
Sporoplasme, 67.
Sporozoaires, 621, 888.
Sporulation, 624, 655.
Spyridia, 990.
Stachelkugeln, 662.
Stachyose, 584.
Stachys tuberosa, 509.
Stade syncytial, 678, 847.
Stangeria, 272, 678, 756, 780, 785.
— paradoxa, 678, 716, 717, 781.
Stapelia, 578.
Staphylea, 810.
Staphylocoque, 484.
— doré, 484.
Staurosomes, 803.
Staurospermum, 744.
Stremonitis flaccida, 278.
Stenobothrus, 802.
Stentor, 355.
— caeruleus, 244.
Stéphanoconté (type), 274, 702.
Stephanonympha, 1015.
Stérides, 403, 405, 501, 634, 635.
Sterigmate, 185, 684, 827, 828, 864.
Sterigmatocystis nigra, 586, 625, 664, 985.
Stérinoplaste, 599, 601, 602, 603.
Stérols, 701.
Stichococcus bacillaris, 180, 519, 618.
Stigeoclonium, 699, 700, 741.
— lubricum, 983.
— (tenue) Klebsi, 699.
Stigma, 137, 138, 139, 696, 698, 699, 703, 705, 777, 979, 980, 1004.
Stigmate, 94, 568, 595.
Stigmatomycose, 729.
Stipe, 575, 987.
Stizolobium, 894, 929.
Stock haploïde des chromosomes, 246.
Stolon, 866.
Stomate, 121, 247, 372, 373.
Stramoine, 905.
Strawberry (mutant), 910, 913.
Strepsinema, 757, 795, 796, 811, 903.
Strepsitène, 795, 812.
Streptocoque, 484.
Stringens (complexe), 932.
Strobilidium gyrans, 414.
Strontium, 399.
Structure alvéolaire, 151, 1027.
— alvéolaire des plastes, 158.
— des Bactéries, 187.
— cénocytique ou syncytiale, 18.
— de la cellule, 8.

Structure des chromosomes, 237.
— concentrique de l'amidon, 542.
— des Cyanophycées, 201.
— du cytoplasme, 44.
— excentrique des grains d'amidon, 542.
— des hydrogels, 412.
— des noyaux au repos, 174.
— des plastes, 158, 153.
— d'une cellule de Sélaginelle, 393.
— générale de la cellule, 390.
— granulo-alvéolaire (du cytoplasme), 386.
— nucléaire, 180.
— siphonée, 11.
Strychnos, 382.
Stypocaulon, 669.
Subérification, 361, 362, 370, 373.
Substratum lipoprotéique, 158.
Substances accessoires des parois, 381.
Substance chromophobe, 276.
— colloïdale des vacuoles, 315.
— de réserve, 447, 464.
— métaplasmique, 709.
Substances minérales, 400.
— mucilagineuses, 285, 596.
— protéiques, 319.
Substance vivante, 454.
— — et métabolites, 454.
Subvelans-subvelans (complexe), 947.
Suc cellulaire, 440, 441, 442.
— gastrique, 158.
— nucléaire, 199, 213.
— vacuolaire, 282, 283, 284, 285, 292, 295, 299, 303, 308, 320, 424, 427, 428, 437, 440, 441, 546, 576, 578, 579, 580, 588, 592, 596, 597, 613, 615.
Sucs extraits de la cellule, 284, 425.
Succinates, 605.
Suçoir micropylaire, 171, 1023.
— de Veronica persica, 348.
Sucres, 283, 403, 441, 456, 539.
Sugarloaf (mutant), 910, 913, 916.
Sulfate-s, 579.
— de chaux, 41, 579.
— de cuivre, 506.
— de potassium, 505, 506, 579.
— de quinine, 297.
Sulfhydrate d'ammoniaque 241.
Sulfite de soude, 151.
Sulfobactéries, 664.
Sulfure de carbone, 634, 663, 664, 665.
Sureau, 590.
Surface d'adsorption du chondriome, 166.
Surirella, 264, 668, 738.
— calcarata : noyaux fils, 266.
— calcarata, 736.
— saxonica, 736.
— splendens, 253.
Suspenseur, 171, 678, 727.
Suspenseur de l'embryon, 180.
Suspensoïdes, 410.
Symbiose, 355, 843.
Symbiotes, 355.
— intracellulaires, 354.
Synapses, 38, 383, 384, 500, 999, 1000, 1002.
Synapsis, 798, 809, 813.
Synchytrium Adoxae, 171.
— Drabae, 1019.
— mercurialis, 171, 173.
— Taraxaci, 380, 1015.
Syncytium, 23.
Syndèse, 958, 971.
Syndinium, 198, 199, 1009.
— turbo, 199.
Syndiploïdes (cellules), 234.
Synergides, 85, 114, 790, 787, 849, 850, 852, 853, 854, 875, 875.
Synizesis, 85, 86, 567, 775, 797, 798, 799, 816, 824, 840, 872, 873, 874.
Synthèse-s, 447, 454, 467, 468.
— d'un acide aminé, 462.
— des protéides, 167, 344.
— chlorophyllienne, 246.
— cellulaires, 166, 345.
Synzoospores, 722, 1010, 1016.
Système vacuolaire, 390, 311, 390.
— polyphasique, 423.
— nerveux, 1005.
— monoclinique, 582.
— libéro-ligneux, 999.
— cribro-vasculaire, 999.
— cinéto-flagellaire, 274.
— placentaire, 1023.
Systole, 347, 978.

T

Tabac, 605, 606, 607, 660, 927.
Tache oculaire, 137.
— pigmentaire, 138.
Tactismes, 489, 490, 491, 496, 497, 498, 499.
Tagetes patula, 650.
Tamaricacées, 576.
Tamus communis, 888.
Tanacetum, 650.
Tannerie, 589.
Tanoïdes, 14, 285, 299, 302, 307, 308, 309, 313, 319, 341, 363, 575, 589, 590, 593, 596, 598, 599, 604, 605, 639, 645, 649, 650, 1017.
Tanoïdes galliques, 590,591.
Tanoïdes pyrocatéchiques, 310, 501, 590, 592, 600.
Taonia, 836.
— atomaria, 836.
Taphrina, 752, 825.
— epiphylla, 734, 752. 825.
— Klebahni, 734, 752.
Tapis, 252.
Tartigrades, 481.
Tartrates, 580.
Taurine, 492.
Taraxacées, 677, 757, 758, 784.
Taraxacum officinale, 872.
Taxinées, 846.
Taxodinées, 757, 843.
Taxodium, 719, 784.
— distichum, 784.
Taxus, 677.
— baccata, 526, 531, 719.
— canadensis, 679.
Techniques mitochondriales, 88, 141, 164, 297, 314, 349, 396, 553, 614, 643.
Téguments, 605.
— de l'ovule, 179.
— des graines, 479.
Teilungshormone, 689.
Téléomitose, 203.
Teintures acides d'aniline, 386.
Températures et vitesse de la caryocinèse, 22.
— limites, 14.
— maxima, optima, et minima, 481.
Teneur en eau, 430, 431.
Tension superficielle, 35, 163, 166, 490, 771.
Tentacules, 506, 508.
— de Drosera, 315.
— — rotundifolia, 323, 325.
— de Drosophyllum lusitanicum, 327.
Térébenthine, 648.
Termites, 1014, 1015.
Terpènes, 587, 645.
— dimères, 645.
— polymères, 644, 645.
— trimères, 644.
Territoires cellulaires, 19.
Tétards de Batraciens, 295.
Tête des spermatozoïdes, 738.
Tétrade, 19, 374, 736, 754, 804, 847, 878, 880, 894, 928, 955, 968.
— diploïde, 872.
— haploïde, 873.
Tétradiploïdes (mitoses), 234.
Tétradocytes, 867, 917.
Tétraholosides, 584.
Tetramyxa parasitica, 195.
Tétraploïdes (formes), 893, 902, 965, 966, 967, 968, 970, 971, 972.

Tétraploïdie, 796.
Tétrasome, 904, 908.
Tétraspores, 124, 234, 249, 262, 373, 672, 674, 679, 680, 682, 683, 685, 790, 797, 814, 824, 836, 838, 844, 859, 879, 880, 897, 900, 902, 903, 904, 909, 945, 959, 962.
— diploïdes, 871.
Tetrasporange, 814, 838.
Thalle, 193, 377, 383, 629, 668, 722, 734, 833, 837, 978, 979, 980, 983, 985, 986, 987, 988, 988, 989, 990.
Thalle diploïde, 834.
— haploïde, 834.
Thallophytes, 193, 222, 254, 659, 668, 692, 753, 813, 815, 880, 1001, 1014.
— haplobiontiques, 815.
Thalictrum, 809.
— purpurascens, 872.
Thea assamica, 607.
Thébaïne, 604.
Théier, 607.
Theobroma Cacao, 634.
Théobromine, 604.
Théorie d'Altmann, 48.
Théorie alvéolaire, (du cytoplasme), 44, 46.
— cellulaire, 3, 4, 9, 17, 23.
— chimique du déterminisme du sexe, 888.
— chondriosomienne de de l'hérédité, 890.
— chromidiale, 253, 254.
— chromosomique, 927.
— — de l'hérédité, 6, 891.
— — de la détermination du sexe, 880.
— électrique de la mitose, 226.
— filaire (du cytoplasme), 44.
— granulaire (du cytoplasme), 44.
— de R. Hertwig, 686.
— du mitokinétisme, 268.
— réticulaire (du cytoplasme), 44.
— de Spencer, 686.
— sphérulaire (du cytoplasme), 44, 46.
— de de Vries, 283.
Thermophiles (bactéries), 4, 9.
Thermotactisme, 498.
Thigmotactisme, 498.
Thiocystis, 628, 664.
Thionine, 619, 620.
Thladiantha dubia, 180, 206, 217,
Thuya, 519, 784.
— canadensis, 784.
Thym, 648.
Thyméliacées, 873.
Thymelaea hirsuta, 588.
— Tartonraira, 588.
Thymol, 645.
Thymus, 226, 240.
Tige, 101, 141, 142, 151, 204, 389, 425, 426, 547, 553, 562, 584, 586, 587, 588, 594, 605, 608, 644, 647, 653, 687, 692, 895, 896, 905, 918, 995, 996, 997, 1004.
— de canne à sucre, 374.
Tige florifère de Monotropa Hypopitis, 308.
Tilia, 375.
Tilletia, 735.
— Tritici, 831.
Tilopteridiales, 831.
Tissu-s, 16, 17, 116, 977, 978, 988, 997, 1007, 1030.
— assimilateur, 125, 128, 516, 988, 990, 994, 997.
— bactériens du Lupin, 359.
— chlorophyllien, 81, 651, 1033.
— cicatriciels, 370.
— conducteur, 128, 988, 990, 997, 999, 1002.
— conjonctifs, 997, 1007.
— embryonnaires, 82.
— jeunes, 426.
— lacuneux, 997.
— musculaire, 1007.
— nourriciers, 387.
— palissadique, 998.
— de réserve, 540.
— de revêtement, 997, 998.
— sécréteur, 989.
— de soutien, 997, 998.
— sporogène, 123, 124, 845.
— vasculaire, 995, 990, 1000.
Titane, 399.
Tofieldia, 680.
Tomate, 203, 895, 900.
Tomopteris, 806.
Tonnelet fusorial, 217.
Tonoplasme, 283, 284.
Tonoplastes, 284.
Topinambour, 584, 586.
Torreya californica, 784.
— nucifera, 650.
— taxifolia, 784.
Torulaspora Rosei, 869.
Toxicité des colorants vitaux, 295.
Toxigène, 623.
Toxines, 623.
Trabécules, 28, 34, 39
Trabécules cytoplasmiques, 28, 34, 39, 283, 144, 350, 487.
Trachées, 1000, 1004.
Tradescantia, 35, 691, 810.
— albiflora, 566.
— discolor, 566.
— pilosa, 238.
— (poils staminaux de), 486, 487.
— virginica, 208, 228, 237, 238.
— virginica (poils staminaux de), 177, 220.
Tragopogon, 810, 813.
Trailliella, 629, 630, 632.
— intricata, 633.
Transformation des vacuoles en grains d'aleurone, 319.
Transporteurs (d'hydrogène), 472.
Trapa bilita, 190.
Traumatisme, 495, 895.
Traumatotactisme, 496.
Travaux d'Altmann.
Travaux de Haberlandt, 688.
— de Priestley et F. Weber, 687.
Tréhalose, 584.
Trémellacées, 381.
Trentepohlia, 306.
— aurea, 663.
Trichogyne, 129, 130, 131, 700, 701, 702, 730, 731, 766, 818, 862.
Trichome, 201.
Trichomonas, 208, 275, 276, 278.
— radicans, 208.
— batrachorum, 275, 277.
— caviae, 277.
— vaginalis, 375.
Trichonympha, 1011.
Trichophore, 862.
Trifolium pratense, 596.
Triholosides, 584.
Trillium, 806.
— grandifolium, 208.
Triticoholoside, 586.
Trypanosomes, 255, 280, 621.
Trypanosoma Brucei, 281.
— Theileri, 281.
Tryptase, 617.
Tube anthéridien, 724, 729.
— germinatif, 329, 726, 744, 752, 763.
— pollinique, 494, 495, 569, 718, 719, 724, 755, 758, 780, 782, 786, 787, 788, 789, 855, 973.
— (pénétration du), 787.
Tubercule-s, 95, 100, 146, 148, 149, 433, 538, 540, 556, 557, 561, 584, 585, 586, 604, 612, 613, 659.
— de Dahlia variabilis, 382.
— de Pomme de terre, 56.
— radicaux, 226.
Tubes criblés, 370, 382, 548, 605, 987, 999, 1000, 1001, 1023.
Tubes libériens, 547.
— polliniques, 38.
Tuburcinia, 735.
Tufted (gamétophyte), 928.
Tulipa, 576.
— Celsiana, 854.
— suaveolens, 82, 83, 177.
— sylvestris, 670, 854, 855.
Tulipe, 24, 52, 75, 77, 92, 109, 111, 154, 155, 439, 528, 538, 572, 596, 637, 638, 1023, 1024, 1033.
— (cellules épidermiques des pétales de), 178.
— blanche, 101, 112.

Tumeurs, 1018, 1019.
Tungstène, 399.
Tuniciers, 1006.
Turbellariés, 252, 739, 740.
Turbellariès Polyclades, 739.
Turgescence, 283, 433, 440, 499.
— et plasmolyse, 436.
Tussilago, 1001.
— Farfara, 1001.
Typhula erythropus, 829. 870.
Typical, 928.
Typique, 920.
Tyrosine, 612, 617.
Tripeptides, 401.
Triphénol, 590.
Triploïdes (mutants), 893, 963, 968, 975.
Triploïdie, 796.
Trisaccharide, 456.
Trisome (groupe), 897, 898, 903, 908, 910, 911, 913, 914.
Trisomie, 949.
Trisomiques, 916, 975.
— doubles, 909.
Triticoholoside, 596.
Triticum, 809, 965, 967.
— acuminatum, 966.
— compactum, 965.
— dicoccum, 965.
— durum, 955, 965, 966, 967.
— monococcum, 965, 966, 967.
— obtusatum, 966.
— polonicum, 965.
— spelta, 965, 966.
— turgidum, 965, 966.
— vulgare, 955, 957, 965, 965.
Trollius, 809.
Tropaeolum, 171, 681.
Trophochromatine, 251.
Trophochromidies, 251.
Trophonucleus, 257.
Trophoplastes, 51.
Trophosponge, 335.
Trophozoïte, 277.
Truffe, 653.
Truncans (complexe), 932.
— Hookeri (hybride), 946.

U

Ulothricales, 160, 695, 699, 700, 701, 702, 705, 706, 709, 741, 745, 774, 868.
Ulothrix, 134, 496, 699, 700, 741.
— zonata, 139, 699, 700.
Ultramicroscope, 45, 75, 160, 315, 327, 350, 386, 407, 408, 409, 411, 412, 413, 414, 416, 417, 418, 419, 420.
Ulva, 496, 741, 774, 838.
Ulvacées, 741.
Undulate (mutant), 910, 911.
Unicellulaires (Végétaux), 17.
Urédinales, 221, 663, 732, 734, 762, 763, 809, 830, 831, 865, 870.
Urédospores, 663, 763, 829, 830.
Urée, 492.
Urocystis, 735, 831,
Urodèles, 777.
Uromyces Behenis, 830.
— Ficariae, 1020.
— Scrofulariae, 830.
Urtica, 720.
— dioica, 376, 1000.
— macrophylla (cystolithes de), 377.
— urens, 375.
Urticacées, 376, 576, 788, 872.
Usnea barbata, 381.
Usnéine, 381.
Ustilaginales, 673, 735, 749, 752, 763, 831, 832.
Ustilago, 171, 831.
— bromivora, 752.
— Maydis, 173.
— nuda, 763.
— Zeae, 831.
Utricules, 1.
Uvularia, 246, 894.

V

Vaccinium oxycoccos, 310.
Vacuoles, 5, 6, 7, 13, 27, 30, 31, 34, 41, 42, 62, 67, 76, 116, 158, 201, 202, 281, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 290, 292, 293, 297, 298, 299, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 324, 326, 327, 329, 332, 334, 335, 336, 337, 386, 388, 390, 392, 393, 395, 396, 415, 418, 420, 423, 426, 434, 437, 438, 439, 440, 443, 446, 456, 470, 481, 501, 503, 507, 508, 509, 576, 577, 578, 579, 580, 582, 583, 584, 588, 589, 590, 591, 592, 593, 594, 595, 596, 597, 598, 599, 603, 605, 606, 610, 611, 612, 613, 615, 616, 617, 618, 619, 620, 624, 627, 628, 629, 630, 631, 639, 645, 649, 650, 654, 655, 656, 660, 681, 862, 707, 709, 710, 711, 733, 758, 771, 775, 776, 847, 890, 978, 997, 1001, 1002, 1015, 1019, 1021, 1024, 1025, 1026, 1027, 1028, 1030.
— (Bourgeonnement des), 323, 328, 332, 333.
Vacuole-s (caractères généraux des) 282.
Vacuole-s (caractères physiques des) 315.
— (coloration des), 318.
— (composition chimique des), 395.
— (conceptions actuelles sur les), 285.
— (effet de la centrifugation sur les), 315.
— (évolution des), 303, 304.
— (formation des), 299.
— (formation *de novo* des), 284, 332.
— (fragmentation des), 325, 329.
— (naissance *de novo* des), 329.
— (néoformation des), 329, 333.
— (observation ultramicroscopique des), 315, 327.
— (origine des), 285, 303, 328, 345.
— (produits localisés dans les), 575.
— (relation avec les appareils de Golgi Holmgren), 334.
— anthocyaniques, 317.
— à glycogène, 654.
— chez Saccharomyces Pastorianus, 333.
— contractiles, 328.
— contractiles ou pulsatiles, 347.
— dans les cellules animales, 282, 343.
— d'origine endogène, 346.
— digestives, 345, 346, 622.
— d'un Saprolegnia, 340.
— filamenteuses, 317.
— — et réticulaires, 320.
— gypsifères, 579.
— mitochondriformes, 302, 303, 313, 324, 328.
— mitochondriformes (distinction avec les chondriosomes), 311.
— nucléaire, 617.
— pulsatiles, 50, 328, 771, 978, 979, 980, 1011.
— semi-fluides, 322, 323, 420.
— semi-fluides et mitochondriformes, 322, 323, 420.
— spécialisées, 307, 310, 580, 592, 654.
— tanifères, 592.
— tanoïdiques, 307, 308, 310, 575, 705.
Vacuome, 62, 310, 311, 343.
Vaisseaux, 1, 369, 999, 1002, 1003.
— annelés, 1003.
— aréolés, 1004.
— parfaits, 1004.
— ponctués, 1004.
— réticulés, 1004.
— scalariformes, 1003, 1004.

Vaisseaux spiralés, 1003, 1004.
— spiralo-annelés, 1003, 1004.
Valeriana, 231.
— dioica, 885, 887.
Vallisneria, 885, 887.
— spiralis, 719, 885.
Valonia, 296, 427.
— macrophysa, 364, 443.
Valoniacées, 251.
Valeur de la coloration vitale, 289.
Valves, 367, 368.
— des Diatomées, 743.
Vanadium, 401.
Vanda fulva, 659.
Vanilline, 361, 370.
Vanilline chlorhydrique, 378, 662.
Vanilla planifolia, 634.
Variation, 890, 972.
— de forme des leucoplastes, 145, 148.
Vaucheria, 20 ,34, 37, 70, 128, 135, 221, 368, 392, 621, 642, 721, 723, 724, 725, 745, 868, 1010, 1016, 1019.
Végétaux inférieurs, 689.
— apogames, 878.
— cénocytiques, 1009, 1016, 1017.
— chlorophylliens, 56, 61, 62, 81, 104, 134, 155, 375, 378, 390, 392, 513, 514, 540, 570, 587, 593, 663.
— dioïques, 888.
— diploïdes, 826.
— homophytiques, 879.
— homothalliques, 879.
— inférieurs, 173, 203, 222, 270, 387, 397, 426, 691, 693, 741.
— pluricellulaires, 18, 979, 982, 894.
— siphonés, 1011.
— supérieurs, 141, 171, 173, 182, 212, 221, 222, 223, 230, 234, 235, 236, 245, 246, 257, 260, 263, 267, 288, 371, 374, 376, 377, 391, 426, 500, 587, 692, 697, 759, 864, 874, 877.
— vasculaires, 210, 997.
— verts, 124, 142, 368, 578, 581, 635.
— unicellulaires, 210, 997.
— — et pluricellulaires, 16.
— vasculaires, 995, 996.
— et Animaux (gamètes des), 738.
Velans (complexe), 932, 946.
Velans-subvelans (complexe), 947.
Velans-velans (complexe), 947.
Velutina (complexe), 946.
Venturia, 753.
— inaequalis, 173, 731, 861.
Verbascum, 593.
— blattaria, 956.
Verbascum phœniceum, 957.
— pyramidatum, 957.
Vert Janus, 42, 76, 148, 167, 290, 312, 313, 343, 389, 601.
Vert lumière, 43.
Vert de méthyle, 214, 243, 312, 389, 561, 601, 619, 654.
Vertébrés, 388, 512, 1004.
Verveine, 596.
Vesce, 596.
Vésicules, 1, 76, 80, 144, 146, 152.
— mitochondriales, 1033.
— (du spermatozoïde), 714, 715, 780.
Vésiculisation, 77, 148, 152, 312, 389.
Vibrion cholérique, 484.
Vicia, 210, 231, 809.
— Faba, 170, 208, 213, 220, 232, 238, 247, 516, 691, 880, 813.
— (albumen de), 171.
Vide (feuilles conservées dans le), 481.
Vie active ou manifestée, 479, 481.
Vie aérienne, 720, 724, 735.
— aérobie, 475.
— aquatique, 735.
— autotrophe, 141.
— cénobitique, 979.
— élémentaire, 17.
— d'ensemble, 17.
— hétérotrophe, 141, 142.
— latente, 480, 481.
— ralentie, 87, 88, 321, 406, 479, 480, 481, 507, 616, 643.
Vigne, 223, 999.
Vigne-vierge, 594.
Violacéine, 664.
Violet cristal, 70.
— de Dahlia, 42, 76, 148, 312, 389.
— de gentiane, 561.
— de méthyle, 42, 76, 148. 389.
— de Paris, 646.
Virage, 425.
Virulence, 623.
Virus filtrants, 186.
Viscosité (de la paroi vacuolaire), 285.
— du cytoplasme, 33, 34, 35, 36, 72, 688, 1023.
— du suc vacuolaire, 289.
Vitesse de multiplication, 692.
Vitis, 235, 590.
— vinifera, 614, 1000.
Vivipares, 738.
Voile, 636.
Volatilisation (de la nicotine), 608.
Volume du noyau, 248.
Volumétrie, 432.
Volutine, 618, 619.
Volvocacées, 980, 982.
Volvocales, 221, 256, 259, 262, 695, 696, 698, 699, 700, 701, 705, 709, 740, 741, 745, 773, 814, 979,
Volvox, 696, 698, 699, 700. 703, 706, 817, 867, 981, 982.
Volvox globator, 981.
Vorticella, 754.
Vorticelles, 355.
Vrilles, 922, 923, 924.

W

Wedge (mutant), 911.
Welwitschia, 707, 708, 719, 758.
Wikstrœmia indica, 873.
Willia, 734.
Wiry (mutant), 914.
Wundhormonen, 688.

X

Xanthone, 600.
Xanthophylle, 51, 54, 81, 101, 108, 112, 113, 142, 158, 511, 517, 518, 519, 522, 525, 526, 528, 529, 531, 538, 572, 593, 663.
Xanthophycées, 520.
Xanthoxylum piperitum, 886.
Xénie, 786.
Xylol, 77, 546.
Xylophiline, 361.
Xylose, 587.

Y

Yucca gloriosa, 232.

Z

Zamia, 716, 756, 757, 758.
— floridana, 255, 272, 678, 715, 716.
— integrifolia, 271.
Zamioculcas, 495.
Zanardinia, 262, 263, 833, 834, 868.
— collaris, 704, 833.
Zea Mays, 173, 507.
— — (albumen de), 170.
— — (racine de), 176.
Zéine du Maïs, 320.
Zentralspindel, 265, 266.
Zinc, 399, 400.
Zizyphus, 576.
Zonaria, 868.
Zones d'hydratation des grains d'amidon, 541.
Zone stipofrondale, 987.
Zoochlorelles, 355, 621.
Zoosporanges, 19, 65, 68, 72, 133, 628, 641, 656, 695, 696, 722, 723, 836.
— (formation des), 295.
Zoospores, 9, 10, 15, 16, 19, 20, 23, 25, 64, 65, 68,

137, 138, 139, 255, 274, 275, 329, 489, 490, 492, 499, 641, 694, 695, 696, 698, 699, 702, 703, 704, 706, 721, 723, 724, 726, 728, 740, 832, 833, 836, 928, 1011, 1016.
Zoospores cénocytiques, 1012.
— haploïdes, 839.
— sexuées, 839.
Zygnema, 134, 136, 246, 576, 735, 743, 749, 771 772, 867.
Zignema, cruciatum, 750, 816.
— dioïques, 749.
— stellinum, 772, 816.
Zygnemacées, 257, 374, 733, 742, 749, 771, 772, 817, 864, 982.
Zygonema, 793, 794.
Zygopetalum Mackayi, 876.
Zygorhyncus, 728, 753.
Zygorhyncus Dangeardi, 728, 730, 732, 761.
— Vuilleminii, var. agama, 868.
Zygosaccharomyces, 734, 753, 869,
— Chevalieri, 754.
— japonicus, 874.
Zygospores, 374, 381, 744. 760.
Zygotactisme, 497.
Zygote, 252, 772, 773, 816, 838, 839, 868, 927, 928.
Zygotène, 792, 793, 797, 824.
Zymase, 14, 466, 623, 625.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

PRÉFACE ....

INTRODUCTION 1

CHAPITRE PREMIER

Données générales sur la cellule.

La cellule et le protoplasma 9
Caractères généraux du protoplasma 10
Distinction entre le protoplasme végétal et le protoplasme animal 12
Diversités des protoplasmas 13
La cellule, unité morphologique et physiologique. Végétaux unicellulaires et Végétaux pluricellulaires. Division du travail. Différenciation cellulaire. Les tissus 16
Structures cénocytique et syncytiale ; notion d'énergide 18
Formes et dimensions des cellules 24
Constituants morphologiques de la cellule 26
Nomenclature des constituants morphologiques de la cellule : protoplasme, noyau, cytoplasme, chondriome, paraplasme et métaplasme. 28

CHAPITRE II

Le cytoplasme.

Aspect vital et caractères physiques du cytoplasme 32
Pellicule ectoplasmique 37
Propriétés physiologiques du cytoplasme 39
Le cytoplasma vis-à-vis des colorants vitaux et dans les coupes colorées d'objets fixés 42
Rôle du cytoplasme 46

CHAPITRE III

Le chondriome.

Aperçu historique et définitions 48
Les chondriosomes ordinaires ou proprement dits 63
Chondriosomes actifs dans la photosynthèse ou plastes 81
Fonctions des plastes et des autres chondriosomes 163

Chapitre IV

Le noyau.

Les noyaux « au repos » 169
Formes des noyaux 169
Dimensions des noyaux 171
Consistance des noyaux 173
Structure des noyaux au repos 174
Motilité des noyaux 185
Le « noyau » des Bactéries 186
Les divers modes de division nucléaire 189
Les phénomènes de fragmentation nucléaire 189
Les processus réguliers de division nucléaire 191
L'amitose 191
L'haplomitose 195
La mitose vraie 203
Caractères chimiques des noyaux 240
Fonctions des noyaux 244

Chapitre V

Les centrosomes et l'appareil cinétique des cellules

Centrosomes et caryocinèse 256
Rapports morphologiques des centrosomes avec les figures de caryocinèse 257
Caractères généraux des centrosomes dans leurs rapports avec la caryocinèse 267
Centrosomes et appareil flagellaire 269

Chapitre VI

Les vacuoles et autres formations paraplasmiques élaborées dans le cytoplasma.

Les vacuoles 282
Caractères généraux des vacuoles 282
Théorie de de Vries 283
Conceptions actuelles sur les vacuoles 285
Rôle des vacuoles 343
Vacuoles digestives 345
Vacuoles contractiles et pulsatiles 347
Autres formations paraplasmiques ou enclaves du cytoplasma 347

Chapitre VII

Les parois squelettiques.

Constituants chimiques des parois 358
Les constituants fondamentaux 358
Les constituants accessoires 361

Divers types de parois squelettiques (caractères morphologiques des parois) 363
Les parois chez les Végétaux verts. 363
Les parois chez les Champignons 379
Caractères morphologiques généraux et croissance des parois 382

Chapitre VIII

Résumé des notions acquises sur la constitution morphologique du protoplasma 386

Chapitre IX

Constitution physico-chimique du protoplasma.

Constitution chimique du protoplasma 398
Constitution physique du protoplasma 407

Chapitre X

Données générales sur la physiologie cellulaire.

La perméabilité cellulaire et la réalisation des équilibres statiques 433
Le métabolisme cellulaire et la réalisation des équilibres dynamiques.. 446

Chapitre XI.

Irritabilité du protoplasma. Conditionnement physico-chimique de la vie et manifestations énergétiques de la cellule.

Conditionnement physico-chimique de la vie 478
Manifestations énergétiques de la cellule 488
Aspects cytologiques du problème des mouvements foliaires et floraux. 500

Chapitre XII.

Les produits du métabolisme cellulaire.

Localisation des diastases 503
Produits de l'activité des plastes 510
Chlorophylle et autres pigments des chloroplastes 510
Pigments carotinoïdes 525
Amidon 540
Protéides 565
Grains lipoïdiques 570
Produits localisés dans les vacuoles 575
Sels minéraux 575
Acides organiques et leurs sels 580
Glucides 583

Tanoïdes..... 589
Pigments flavoniques et anthocyaniques..... 593
Autres pigments à fonction phénolique..... 600
Lipides. Stérinoplastes..... 600
Alcaloïdes..... 604
Latex..... 608
Protides..... 611
Métachromatine..... 617
Corps de constitution chimique mal déterminee..... 626
Produits localisés dans le cytoplasma..... 628
Soufre..... 628
Ioduques et bromuques..... 629
Lipides..... 634
Essences et résines..... 644
Glucides..... 653
Protéides..... 659
Pigments..... 662

Chapitre XIII

La multiplication des cellules.

Les divers modes de multiplication cellulaire..... 666
La cytodiérèse..... 666
Le bourgeonnement..... 673
La « formation libre » des cellules..... 674
Déterminisme de la multiplication cellulaire..... 686

Chapitre XIV

Phénomènes cytologiques liés à la sexualité.

Les gamètes..... 694
Les gamètes chez les Algues et chez les Archégoniates..... 694
Les gamètes des Volvocales..... 695
Les gamètes des Ulothricales et des Rhodophycées..... 699
Les gamètes des Phéophycées..... 703
Les gamètes dans la série des Archégoniates..... 706
Les gamètes des Champignons..... 720
Les gamètes chez les Conjuguées et les Diatomées..... 735
Gamètes des Végétaux et des Animaux..... 738
La fécondation..... 741
Les phénomènes externes de la fécondation..... 741
Les phénomènes intimes de la fécondation..... 758
La réduction chromatique..... 789
Les phases successives de la méiose..... 791
Les discussions relatives à la prophase hétérotypique..... 808
L'alternance des générations..... 813
Les Thallophytes haplobiontiques..... 815
Apparition et développement du sporophyte..... 821
L'alternance des générations chez les Champignons..... 822
L'alternance des générations chez les Algues..... 833
L'alternance des générations chez les Archégoniates..... 842
Les dégradations de la sexualité..... 860

Les processus qui suppléent la sexualité normale..... 860
L'apogamie..... 865
Les aspects cytologiques des problèmes de la détermination du sexe.. 879
La théorie chromosomique..... 880
La théorie chimique..... 888

Chapitre XV

Les aspects cytologiques des phénomènes d'hérédité.

Les accroissements accidentels du nombre des chromosomes et leurs conséquences..... 893
Les mutants polyploïdes..... 893
Les mutants polysomiques..... 903
Les lois de Mendel..... 918
Les phénomènes génétiques et le comportement des chromosomes chez les Oenothères..... 929
Caractères génétiques des Oenothères..... 929
La méiose des Oenothères..... 935
Les hybrides interspécifiques et leurs caractères cytologiques..... 950
Les divisions réductrices chez les hybrides de première génération. 950
Caractères morphologiques et dispositifs chromosomiques chez les hybrides interspécifiques des diverses générations..... 959
Les phénomènes de panachure et le rôle des constituants cytoplasmiques dans l'hérédité..... 972

Chapitre XVI

La différenciation cellulaire.

Les divers degrés d'organisation des végétaux cellulaires..... 977
Les caractères généraux de la différenciation cellulaire au cours de l'ontogenèse..... 1005
Les Végétaux cénocytiques..... 1009

Chapitre XVII

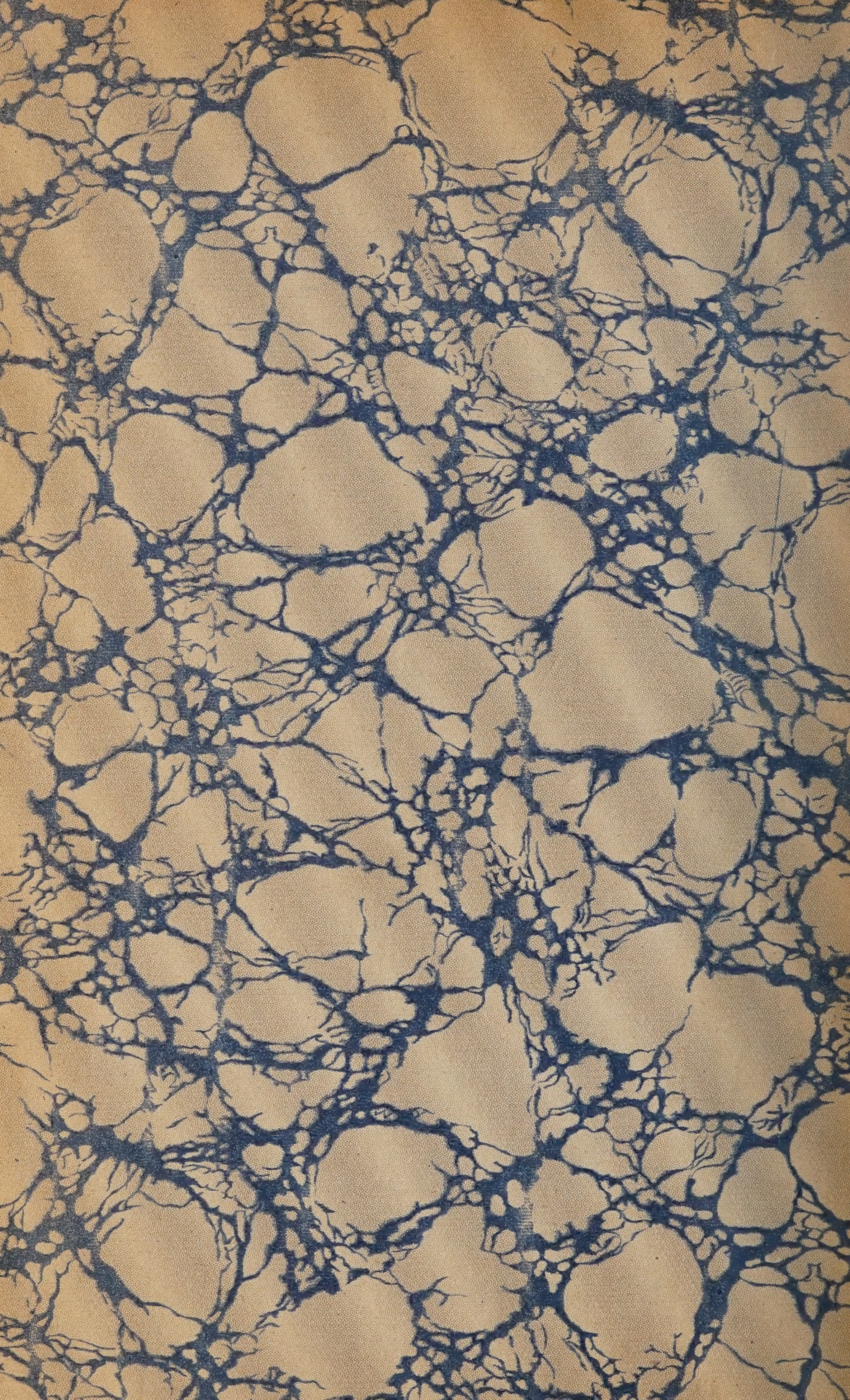
Altérations pathologiques et nécrotiques des cellules.

Altérations morphologiques provoquées dans les cellules par les parasites..... 1018
Altérations provoquées par les agents physiques ou chimiques..... 1023
Altérations accompagnant la mort naturelle des cellules..... 1030

Bibliographie..... 1035

ACHEVÉ D'IMPRIMER
LE 31 OCTOBRE 1932
PAR
JOUVE & Cie, IMPRIMEURS
15, RUE RACINE, PARIS
POUR
E. LE FRANÇOIS. LIBRAIRE
91, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 91
PARIS

Prix : 250 francs



282607

Cytology

Bot. Guilliermond, A. Alexandre
G Mangenot, G.
Plantefol, L.

Traité de Cytologie Vé

Librairie E. Le Franç

Bot
G
Guilliermond, Alexandre,
Mangenot, G. & Plantefol, L.
Traite de Cytologie
Vegetale

BioMed.

282607